

Aus der Abteilung für Experimentelle Audiologie
(Leiter: Prof. Dr. M. Hoke)
der
Hals-Nasen-Ohrenklinik
der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster
(Direktor: Prof. Dr. H. Feldmann)

**WAHRSCHEINLICHKEITSTHEORETISCHE BETRACHTUNGEN
ZUM ENTLADUNGSVERHALTEN VON HÖRNERVENFASERN**

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades der Medizin
der Fachbereiche
5 Vorklinische und Theoretische Medizin und
6 Klinische Medizin
der Medizinischen Fakultät
der Westfälischen Wilhelms-Universität zu Münster

vorgelegt von
BERND LÜTKENHÖNER
aus Sundern (bei Herford)

1982



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554825_0005

Aus der Abteilung für Experimentelle Audiologie
(Leiter: Prof. Dr. M. Hoke)
der
Hals-Nasen-Ohrenklinik
der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster
(Direktor: Prof. Dr. H. Feldmann)

Wahrscheinlichkeitstheoretische Betrachtungen
zum Entladungsverhalten von Hörnervenfasern

INAUGURAL - DISSERTATION

zur

Erlangung des Doktorgrades der Medizin

der Fachbereiche

5 Vorklinische und Theoretische Medizin und

6 Klinische Medizin

der Medizinischen Fakultät

der Westfälischen Wilhelms-Universität zu Münster

vorgelegt von

Bernd Lütkenhöner

aus Sundern (bei Herford)

1982



Dekan: Prof. Dr. H.J. Kühle

Referent: Prof. Dr. M. Hoke

Koreferent: Prof. Dr. K. Langmann

Tag der Promotion: 13.4.1982

Aus der Hals-Nasen-Ohrenklinik
der Westfälischen Wilhelms Universität Münster

Referent: Prof. Dr. M. Hoke

Koreferent: Prof. Dr. K. Langmann

WAHRSCHEINLICHKEITSTHEORETISCHE BETRACHTUNGEN ZUM ENTLADUNGSVERHALTEN VON HÖRNERVENFASERN

Bernd Lütkenhöner

Für Hörnervenfaseren ist experimentell belegt, daß die Wahrscheinlichkeit für eine Entladung zwar vom zeitlichen Abstand x zur letzten Entladung abhängt, nicht jedoch von Entladungsintervallen höherer Ordnung. Die Entladungseigenschaften einer Hörnervenfaser lassen sich also vollständig beschreiben durch eine Funktion $p(t,x)$, die die Wahrscheinlichkeitsdichte für eine Entladung zur Zeit t , unter der Bedingung, daß die vorangegangene Entladung x Zeiteinheiten zurückliegt, angibt. In der vorliegenden Arbeit wurde nun versucht, einen Zusammenhang zwischen dieser Funktion $p(t,x)$ und den aus der elektrophysiologischen Literatur bekannten Histogrammen (Intervall-, PST-Histogramm usw.) herzustellen. Insbesondere wurde dabei ein als *Erholungsmodell* bezeichneter Ansatz diskutiert, der durch $p(t,x)=a(t) \cdot \phi_0(x)$ charakterisiert ist, wobei $\phi_0(x)$ eine *Erholungsfunktion* genannte Modellcharakteristik ist und $a(t)$ die Eingangsgröße des Modells darstellt, die als Entladungsdichte bei vollständiger Erholung von der vorangegangenen Entladung gedeutet werden kann.

Die dem Erholungsmodell zugrundeliegende Annahme ist recht anschaulich und naheliegend; bei gründlicher Durchsicht der Literatur wurden daher Arbeiten mehrerer Autorengruppen gefunden, die unabhängig voneinander das Konzept einer Erholungsfunktion - meist mehr oder weniger beiläufig und auf eine spezielle Fragestellung beschränkt - in ihren Modelluntersuchungen verwandt haben. Teilweise aufbauend auf diesen Arbeiten wurde in der vorliegenden Arbeit eine recht allgemeine, in sich abgeschlossene Theorie entwickelt, die im Prinzip auf beliebige Nervenfasern und beliebige Reizsituationen anwendbar ist. Zahlreiche Sonderfälle wurden analytisch behandelt, für allgemeinere Fälle wurde dagegen ein *Markoffkettenmodell* entwickelt, das sich vorzüglich für numerische Untersuchungen eignet.

Die durchgeführten Modellberechnungen ergaben, daß das Erholungsmodell - abgesehen von einigen Extremsituationen - in guter Übereinstimmung mit den vorliegenden experimentellen Befunden ist. Die besondere Bedeutung des Modells ergibt sich daraus, daß es äußerst einfach strukturiert ist, leicht an experimentelle Resultate angepaßt werden kann, Fehler anderer Modelle vermeidet und zudem noch bei numerischen Untersuchungen einen verhältnismäßig geringen Rechenaufwand erfordert.

Tag der Promotion: 13.4.1982

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
1. EINLEITUNG	1
2. EINFÜHRUNG IN DIE ANATOMISCH-PHYSIOLOGISCHEN GRUNDLAGEN	5
2.1 Anatomische und physiologische Grundlagen der peripheren akustischen Informationsverarbeitung	5
2.1.1 Mechanik der Basilarmembran	6
2.1.2 Die Haarzellen	10
2.1.3 Innervation der Haarzellen	15
2.1.4 Synaptische Verbindung zwischen inneren Haarzellen und Hörnervenfaseren	17
2.1.5 Die Hörnervenfaseren	18
2.2 Das Entladungsverhalten von Hörnervenfaseren	21
2.2.1 Spontanaktivität	21
2.2.2 Sinusförmige akustische Dauerreize	30
2.2.3 Bursts	37
2.2.4 Clicks	47
3. ANSÄTZE FÜR EINE MODELLMÄSSIGE BESCHREIBUNG DES ENTLADUNGSVERHALTENS VON HÖRNERVENFASERN	56
3.1 Klassifikation von Modellen	56
3.2 Struktur eines Modells der peripheren akustischen Informationsverarbeitung	57
3.3 Vom akustischen Reiz zur Schwingung der Basilarmembran	62
3.3.1 Modelle für Außen- und Mittelohr	62
3.3.2 Modelle der Basilarmembranmechanik	63
3.3.3 Das Konzept eines linearen Filters	63
3.4 Von der Schwingung der Basilarmembran zum Rezeptorpotential	66
3.4.1 Gleichrichter	67
3.4.2 Sättigungsglied	67
3.5 Vom Rezeptorpotential zum Generatorpotential	68
3.6 Stochastische Encoder	70
3.6.1 Das Schwellen-Trigger-Modell von Weiss	70
3.6.2 Eine Modifikation des BVP-Modells	71
3.6.3 Probabilistische Encoder	73

	Seite
4. ERNEUERUNGSTHEORETISCHE MODELLE	75
4.1 Einführung in die Theorie der Erneuerungsprozesse	75
4.2 Normaler Erneuerungsprozeß mit Totzeit	81
4.3 Der Poissonprozeß mit Totzeit	84
4.4 Sieberts Konzept der "Skalierungseigenschaft"	88
4.5 Das Modell von Molnar und Pfeiffer	90
4.6 Das Modell von Mastebroek	93
4.7 Das "Random-Walk"-Modell von Gerstein und Mandelbrot	95
4.8 Das Konzept der Erholungsfunktion	98
4.9 Exponentieller Verlauf der Erholungsfunktion	103
4.10 Erholungsfunktion mit zwei Zeitkonstanten	108
5. VON DER ERHOLUNGSFUNKTION ZUM PROBABILISTISCHEN ENCODER	112
5.1 Eine Verallgemeinerung des Konzepts der Erholungsfunktion - das Erholungsmodell	112
5.2 Die Wahrscheinlichkeitsdichtefunktion f_1	113
5.3 Periodische Eingangsgröße - zeitabhängiger Poissonprozeß mit Totzeit	115
5.4 Sprungfunktion als Eingangsgröße - der modifizierte Erneuerungsprozeß mit Totzeit	120
5.4.1 Die Dichtefunktion erster Ordnung	121
5.4.2 Die Dichtefunktionen höherer Ordnung und die Erneuerungsfunktion	124
5.4.3 Die initiale Entladungsrate	125
5.4.4 Der modifizierte Poissonprozeß mit Totzeit	125
5.4.5 Weitere Beispiele	129
6. EIN PROBABILISTISCHER ENCODER FÜR BELIEBIGE EINGANGSGRÖßEN - DAS MARKOFFKETTENMODELL	133
6.1 Die Markoffkettenversion des Erholungsmodells	133
6.2 Untersuchung einiger experimenteller Daten	135
6.2.1 Bursts	135
6.2.2 Clicks	137
6.3 Einige Modellberechnungen zur Dauertonreizung	140

	Seite
7. DISKUSSION	146
7.1 Das Konzept der Erholungsfunktion im Vergleich mit dem Konzept der Skalierungseigenschaft	146
7.2 Möglichkeiten und Grenzen des Konzepts der Erholungsfunktion	148
7.3 Erholungsvorgänge als Ursache nichtlinearer Erscheinungen	151
7.4 Ein Ausblick auf erforderliche weitere Forschungsarbeiten	153
MATHEMATISCHER ANHANG A: Ergänzungen zum normalen Erneuerungsprozeß	154
MATHEMATISCHER ANHANG B: Ergänzungen zum zeitabhängigen Poissonprozeß mit Totzeit	163
MATHEMATISCHER ANHANG C: Ergänzungen zum modifizierten Erneuerungsprozeß mit Totzeit	171
ZUSAMMENFASSUNG	176
HINWEIS	177
LITERATURVERZEICHNIS	178
AUTORENVERZEICHNIS	191
SACHVERZEICHNIS	193
LEBENS LAUF	198

1. EINLEITUNG

Nach einer Reihe von Transformations- und Umcodierungsvorgängen wird die vom Ohr aufgefangene akustische Information über den Hörnerv zum ventralen und dorsalen Cochleariskern fortgeleitet. Der Hörnerv besteht beim Menschen aus etwa 30 000 einzelnen Nervenfasern, die funktionell nicht gleichwertig sind, sondern jeweils einen mehr oder weniger eng umschriebenen Frequenzbereich repräsentieren. Der Informationstransport in den einzelnen Hörnervenfaseren geschieht in Form von Aktionspotentialen (Entladungen), wobei die Information in der zeitlichen Aufeinanderfolge der Aktionspotentiale verschlüsselt ist.

Benutzt man Clicks¹ als akustischen Reiz, so kann die *Summe* der Entladungsaktivitäten der einzelnen Hörnervenfaseren vom Mittelohr aus mit Hilfe einer durch das Trommelfell eingeführten Elektrode als *Summenaktionspotential* des Hörnerven abgeleitet werden. Auch der erste positive und negative Ausschlag (P_1, N_1) des von der Schädeloberfläche abgeleiteten Hirnstammpotentials hat seinen Ursprung in der Entladungsaktivität der Hörnervenfaseren. Summenaktionspotential und P_1/N_1 -Komplex des Hirnstammpotentials (im folgenden kurz Summenpotentiale genannt) stellen also ein Abbild der Entladungsaktivität aller Hörnervenfaseren dar.

Funktionsstörungen im Bereich des Mittel- oder Innenohres wirken sich selbstverständlich auf das Entladungsverhalten der Hörnervenfaseren aus und beeinflussen auf diese Weise - ebenso wie Ausfälle im Bereich der Nervenfasern selbst - die Form der Summenpotentiale. Dadurch eröffnet sich die Möglichkeit, die Summenpotentiale für die klinische Diagnostik heranzuziehen. Um die in den Summenpotentialen enthaltenen Informationen optimal für diagnostische Zwecke nutzen zu können, ist über ein rein qualitatives Verständnis der zugrundeliegenden Vorgänge hinaus ein mathematisches Modell anzustreben, mit dessen Hilfe die Transformation eines akustischen Reizes in ein Summenpotential unter Berücksichtigung der physiologischen Gegebenheiten einschließlich der pathologischen Varianten nachvollzogen werden kann. Ein so weit gestecktes

¹Ein Click ist ein kurzzeitiges, subjektiv als ein Knacken empfundenes Schallereignis, das üblicherweise durch elektromechanische Wandlung eines kurzen Stromimpulses (im Idealfalle eine Diracsche Deltafunktion) erzeugt wird.

Ziel kann selbstverständlich nicht von heute auf morgen realisiert werden, sondern verlangt eine langfristige, intensive interdisziplinäre Zusammenarbeit.

Im Idealfalle würde man über ein Modell mit einigen wenigen freien Parametern von hoher diagnostischer Aussagekraft verfügen; die Auswertung der Summenpotentiale könnte dann durch Anpassung dieses Modells an die vorliegenden Daten erfolgen. Prinzipiell kann zwar jedes Modell an vorgegebene Daten angepaßt werden; für die Praxis ist aber zu beachten, daß keine eindeutige Aussage möglich ist, wenn zu viele unbekannte Parameter optimiert werden müssen. Außerdem setzt die zur Verfügung stehende Computerzeit enge Grenzen bezüglich der Komplexität von Modellen. Modelle, die zur Auswertung von Summenpotentialen herangezogen werden sollen, stellen daher notgedrungen einen Kompromiß dar. Auf der einen Seite sind relativ aufwendige Modelle erforderlich, um Fehler durch unzulässige Vereinfachungen zu vermeiden; auf der anderen Seite aber sind relativ einfache Modelle wünschenswert, um die zur Anpassung des Modells an vorliegende Daten benötigte Computerzeit in erträglichen Grenzen zu halten.

Eine Schlüsselstellung in dem angesprochenen Problemkreis nimmt zweifellos das Entladungsverhalten einer einzelnen Hörnervenfaser ein. Modelle, mit deren Hilfe ein akustischer Reiz in die Entladungsfolge einer Hörnervenfaser abgebildet werden kann, lassen sich ganz grob in zwei Modellteile untergliedern,

- einen *deterministischen Modellteil*, der unter anderem Basilar-membran-schwingung und Entstehung eines Rezeptorpotentials in den Haarzellen beschreibt, und
- einen *stochastischen Modellteil*, der diejenigen Vorgänge beschreibt, die dafür verantwortlich sind, daß aus einem kontinuierlichen, analogen Signal (dem Ausgangssignal des deterministischen Modellteils) ein diskreter Code, nämlich die Entladungsfolge einer Hörnervenfaser, entsteht.

In der vorliegenden Arbeit wird - nach einer Einführung in die anatomischen und physiologischen Grundlagen - zunächst eine kurze Übersicht über Möglichkeiten gegeben, wie der deterministische Modellteil realisiert werden kann. Das eigentliche Anliegen dieser Arbeit ist jedoch der stochastische Modellteil, der vielfach auch als Neuronenmodell bezeichnet wird. Man

sollte jedoch mit dieser Begriffswahl nicht die Vorstellung verbinden, daß die stochastischen Merkmale in den Entladungen von Hörnervenfaseren allein durch Eigenschaften der Nervenfasermembran (z.B. spontane Fluktuationen des Membranpotentials) bedingt sind. Auch die Freisetzung von Transmittersubstanz in den Haarzellen ist schließlich ein stochastischer Vorgang. Um solche Mißverständnisse zu vermeiden, wird in dieser Arbeit der neutrale Begriff *stochastischer Encoder* eingeführt.

Die Anzahl publizierter Neuronenmodelle ist heutzutage kaum noch zu überschauen. Für diese Arbeit sind allerdings nur solche Modelle von Interesse, die entweder speziell für Hörnervenfaseren entwickelt wurden oder so allgemeiner Natur sind, daß sie an die Eigenschaften von Hörnervenfaseren angepaßt werden können. Von den Modellen, die diese Voraussetzungen erfüllen, beruhen die meisten auf starken Vereinfachungen bekannter physiologischer Prinzipien, kombiniert mit Mutmaßungen. In vielen Publikationen stellen Neuronenmodelle nur eine Vervollständigung eines anderen Modells (z.B. eines Basalarmembranmodells) dar. Es ist darum nicht verwunderlich, daß bisher existierende Neuronenmodelle nur unzureichend die stochastischen Eigenschaften von Hörnervenfaserentladungen wiedergeben können.

In den in dieser Arbeit vorgestellten Überlegungen wird zur Entwicklung eines stochastischen Encoders nicht von den in Haarzelle und Hörnervenfaser ablaufenden physiologischen Vorgängen ausgegangen, sondern von der probabilistischen Beschreibung des "Endproduktes", der tierexperimentell direkt zugänglichen Entladungsfolge der Hörnervenfaser. Nach einer kritischen Würdigung von Modellansätzen anderer Autoren wird das *Modellkonzept der Erholungsfunktion* vorgestellt und für einige relativ einfache Sonderfälle analytisch untersucht. Den Abschluß der Arbeit bildet ein recht allgemeines Modell für numerische Untersuchungen, mit dessen Hilfe sich unter anderem auch das auf dem Konzept der Erholungsfunktion beruhende Modell für beliebige Reizbedingungen mühelos untersuchen läßt.

Die Bedeutung des hier vorgestellten Modellkonzeptes besteht in erster Linie darin, daß es besonders gut mit Hilfe von tierexperimentellen Daten überprüft und verbessert werden kann. Da außerdem die für die Computersimulation benötigte Rechenzeit relativ klein ist, ist damit ein wichtiger

Schritt zu einem weitergehenden Modell getan, mit dessen Hilfe sich die durch die Aktivität aller Fasern des Hörnerven bedingten Summenpotentiale simulieren lassen. Darüber hinaus erwachsen durch den Vergleich von Modellrechnung und tierexperimentell erhaltener Entladungsfolge neue Fragen für die audiologische Grundlagenforschung.

2. EINFÜHRUNG IN DIE ANATOMISCH-PHYSIOLOGISCHEN GRUNDLAGEN

2.1 Anatomische und physiologische Grundlagen der peripheren akustischen Informationsverarbeitung

Zum besseren Verständnis der folgenden Kapitel sollen an dieser Stelle die zugehörigen anatomischen und physiologischen Grundlagen kurz beleuchtet werden. Um die Darstellung zu straffen, wird bewußt auf alle Einzelheiten, die nicht unmittelbar mit der Thematik dieser Arbeit zusammenhängen, verzichtet.² Insbesondere sollen funktionelle Zusammenhänge deutlich gemacht werden; morphologischen Feinheiten wird dagegen geringeres Gewicht beigemessen.

Abbildung 1 zeigt ein stark vereinfachtes Schema des menschlichen Gehörgangs. Schallwellen laufen durch den äußeren Gehörgang bis zum Trommelfell, das sie in Schwingung versetzen. Das Trommelfell bildet die Grenze zum *Mittelohr*, in dem sich die drei Gehörknöchelchen Hammer (malleus), Amboß (incus) und Steigbügel (stapes) befinden. Die Gehörknöchelchen sind durch Gelenke, die nur geringe Bewegungen zulassen, miteinander verbunden. Der Hammer ist mit seinem Griff in das Trommelfell eingewebt; der Steigbügel ist mit seiner Fußplatte in das *ovale Fenster* eingelassen, das eine Verbindung zwischen Mittel- und Innenohr herstellt. Schwingungen des Trommelfells werden somit über die Gehörknöchelchenkette auf das Innenohr übertragen. Das *Innenohr* selbst besteht aus einem Gleichgewichtsanteil (Vestibularapparat), der hier nicht interessiert, und einem Gehöranteil, der sich zusammensetzt aus zwei schneckenförmig gewundenen (in der Abbildung der Einfachheit halber gestreckt gezeichneten), mit Flüssigkeit (Perilymphe) gefüllten Räumen, der Vorhoftrappe (scala vestibuli) und der Paukentreppe (scala tympani). Beide Treppen werden durch die sogenannte Schneckenkammerwand voneinander getrennt, deren physikalische Eigenschaften im wesentlichen

² Eine ausführliche Darstellung der Funktion des Mittelohres findet man bei MÖLLER (1974). Die Anatomie des Innenohres wurde ausführlich von ADES und ENGSTRÖM (1974) behandelt. Eine Übersicht über experimentelle Untersuchungen zur Mechanik des Innenohres findet man z.B. bei ELDREDGE (1974) oder RHODE (1980). Speziell die Morphologie und Physiologie von Haarzellen ist sehr eingehend von FLOCK (1971) beschrieben worden.

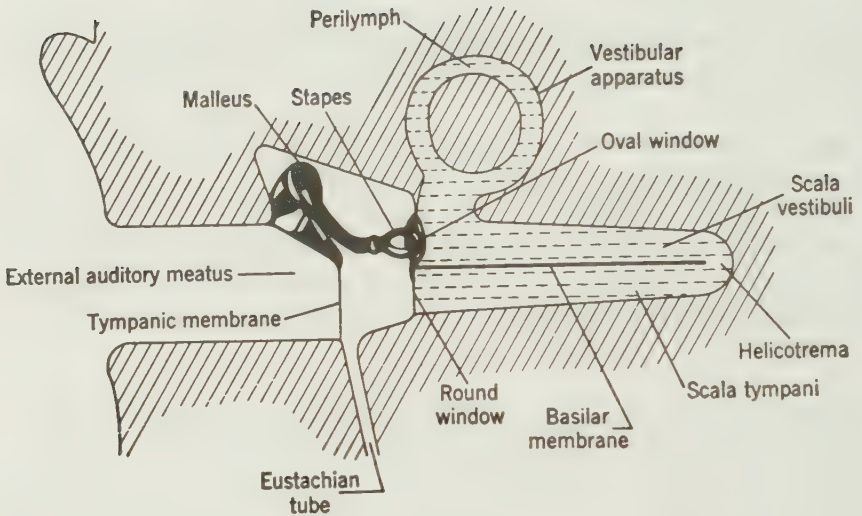


Abb. 1: Stark vereinfachtes Schema des menschlichen Gehörorgans
(BÉKÉSY und ROSENBLITH, 1951; reproduziert aus GRAY, 1966)

durch die *Basilarmembran* determiniert sind; an ihrer Spitze, dem *Helicotrema*, stehen sie miteinander in offener Verbindung. Die *Paukentreppe* ist mit dem *Mittelohr* durch das *runde Fenster* verbunden, das von einer elastischen Membran verschlossen wird.

2.1.1 Mechanik der Basilarmembran

Läßt man einen sinusförmigen Schallreiz (reiner Ton) auf das Hörorgan einwirken und beobachtet dabei die *Basilarmembran*, so sieht man, daß jeder Punkt der *Basilarmembran* in erster Näherung eine sinusförmige Schwingung beschreibt. Als erster untersuchte von BÉKÉSY (1943) für verschiedene Reizfrequenzen, wie die Amplitude dieser Sinusschwingung vom betrachteten Ort auf der *Basilarmembran* abhängt; das Ergebnis ist in Abb. 2 dargestellt. Man erkennt, daß die Abbildung einer Reizfrequenz auf die *Basilarmembran* relativ unscharf ist.

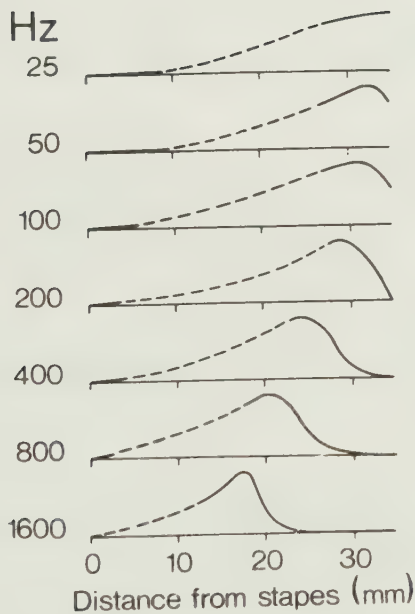


Abb. 2: Schwingungsamplitude der Basilarmembran (Zeichenpräparat) in Abhängigkeit von der Entfernung vom Stapes, dargestellt für Dauertonreize zwischen 25 und 1600 Hz.
(nach G. von BÉKÉSY, 1943)

Zu jeder Frequenz gehört jedoch ein Ort auf der Basilarmembran, an dem die Schwingungsamplitude maximal ist. Dieser Ort soll als *charakteristischer Ort* bezeichnet werden; er liegt umso näher am ovalen Fenster, je höher die Reizfrequenz ist.

Während die Kurven in Abb. 2 für eine feste Frequenz erhalten wurden, zeigt Abb. 3 das Ergebnis zweier Experimente von RHODE (1980), in denen für einen festen Ort auf der Basilarmembran die Schwingungsamplitude in Abhängigkeit von der Frequenz untersucht wurde - bezogen auf die Schwingungsamplitude des Hammers (*Abstimmkurve*, *Tuningkurve*). Man erkennt, daß einem bestimmten Ort auf der Basilarmembran eindeutig eine Frequenz, die sogenannte *charakteristische Frequenz* (*CF*, *Bestfrequenz*) zugeordnet werden kann, für die die Schwingungsamplitude an dem betreffenden Ort maximal ist. In den beiden in Abbildung 3 gezeigten Fällen beträgt die charakteristische Frequenz etwa 7 kHz.

Unter gewissen Voraussetzungen (lineares minimalphasiges System) läßt sich aus einer Abstimmkurve wie in Abb. 3 vorhersagen, wie die Schwingung der Basilarmembran an dem betreffenden Orte aussieht, wenn ein akustischer Click-Reiz (siehe Fußnote 1, Seite 1) dargeboten wird. Die durch einen solchen Reiz hervorgerufene Schwingung bezeichnet man als *Impulsantwort*. Abbildung 4 zeigt die aus einer Basilarmembran-Abstimmkurve von RHODE (1971) berechnete Impulsantwort für Auslenkung (A) und Auslenkungsgeschwindigkeit (B) der Basilarmembran. Die charakteristische Frequenz des betreffenden Basilarmembranortes liegt bei 7,5 kHz. Die Impulsantwort gleicht - sieht man von ihrem Anfangsteil ab - einer gedämpften Schwingung mit einer Periodendauer von etwa 0,13 ms, entsprechend dem Kehrwert der charakteristischen Frequenz. Vergleichbare Kurven wurden von ROBLES et al. (1976) durch direkte Messungen bei Reizung mit Clicks erhalten.

In jüngster Zeit mehren sich die Indizien dafür, daß *Nichtlinearitäten* der Basilarmembranmechanik eine weitaus größere Rolle spielen, als früher angenommen worden ist. Nachdem lange Zeit allein die Madison-Gruppe über direkte Beobachtungen von Nichtlinearitäten der Basilarmembranmechanik berichtet hat (z.B. RHODE, 1971; ROBLES et al., 1976; RHODE, 1978, 1980), fanden jüngst auch LE PAGE und JOHNSTONE (1980) nichtlineare Eigenschaften der Basilarmembranschwingung. Der Grad der Nichtlinearität hängt offenbar eng mit dem Funktionszustand des Innenohres zusammen; die Nichtlinearitäten verschwinden kurz nach dem Tod des Versuchstieres. Neben diesen direkten Nachweisen für nichtlineare Eigenschaften der Basilarmembran gibt es noch zahlreiche indirekte Hinweise. Am überzeugendsten sind die eindrucksvollen Unter-

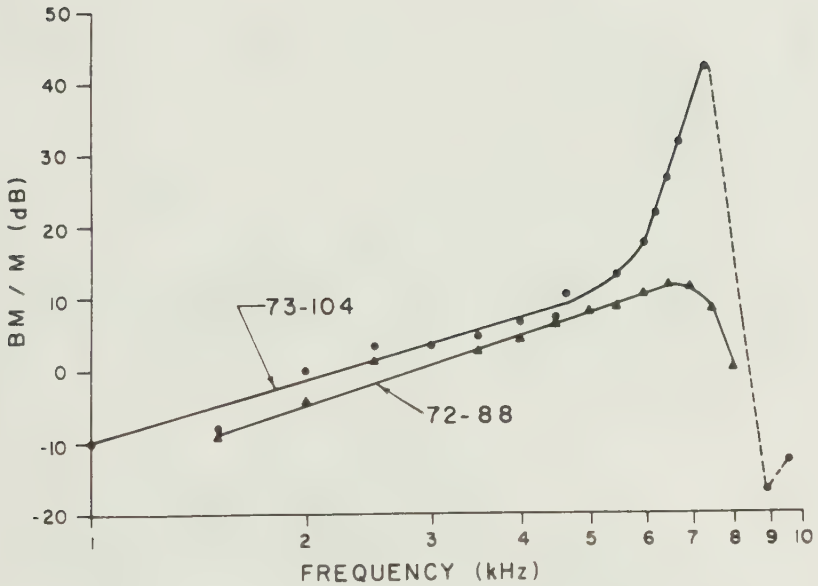


Abb. 3: Zwei von verschiedenen Versuchstieren abgeleitete Abstimmkurven der Basilarmembran (Schwingungsamplitude eines festen Ortes auf der Basilarmembran im Verhältnis zur Schwingungsamplitude des Hammers, dargestellt als Funktion der Frequenz des akustischen Reizes). Die obere Kurve wurde mit einer Reizintensität von 65 dB SPL erhalten, die untere Kurve mit einer Reizintensität von 90 dB SPL. (aus RHODE, 1980)

suchungen von Hörnervenfaserpopulationen, die von der Arbeitsgruppe um KIM (z.B. KIM et al. 1979, 1980; KIM, 1980) durchgeführt wurden.

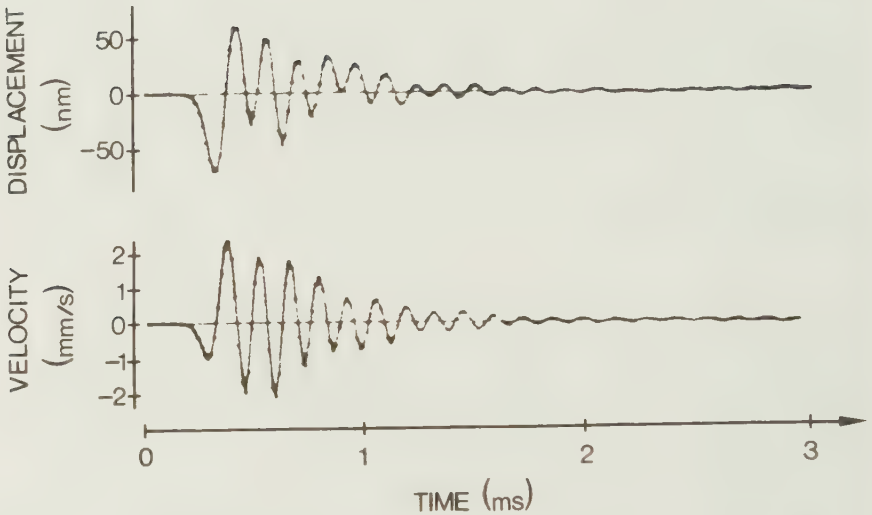


Abb. 4: Impulsantwort für Auslenkung und Auslenkungsgeschwindigkeit der Basilarmembran, berechnet aus einer von RHODE mit Hilfe des Mössbauer-Effektes erhaltenen Abstimmkurve der Basilarmembran. (nach ROBLES et al., 1976)

2.1.2 Die Haarzellen

Die stark vereinfachte Abb. 1 erweckt den Eindruck, als ob Pauken- und Vorhofstreppe durch eine homogene Membran, die Basilarmembran, getrennt werden. In Wirklichkeit liegt jedoch zwischen den beiden Treppen eine äußerst komplizierte anatomische Struktur, wie aus Abb. 5 hervorgeht. Es handelt sich dabei um den im Querschnitt dreieckigen, ebenfalls mit Flüssigkeit (Endolymphe) gefüllten Schneckengang (ductus cochlearis). Zur Vorhofstreppe hin ist dieser Schneckengang durch die Reissnersche Membran, zur Paukentreppe hin durch die Basilarmembran begrenzt. Auf der Basilarmembran befindet sich, wie die Ausschnittsvergrößerung zeigt, das *Cortische Organ* mit den akustischen Sinneszellen, einer Reihe innerer und drei Reihen äußerer *Haarzellen*. Die Haarzellen verdanken ihren Namen den an ihrem oberen Pol befindlichen Sinneshärchen. Während die Sinneshärchen der äußeren

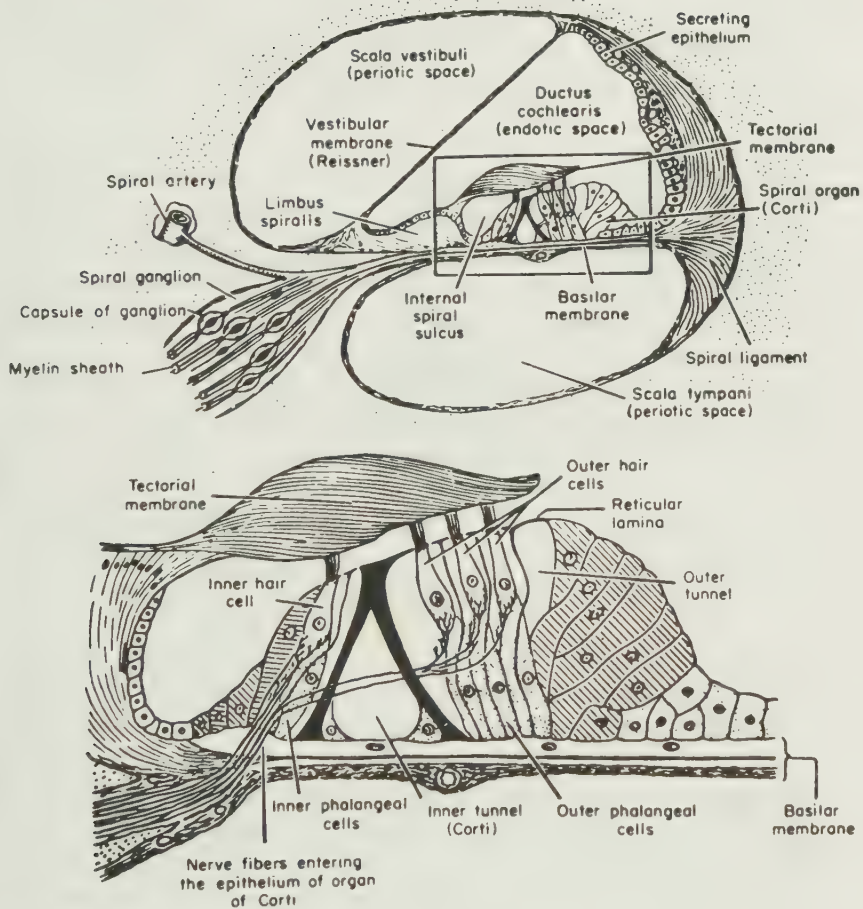


Abb. 5: Querschnitt durch eine Schneckenwindung mit einer Ausschnittsvergrößerung des Cortischen Organs.
(A.T. RASMUSSEN, 1943; reproduziert aus GRAY, 1966)

Haarzellen fest in der über dem Cortischen Organ schwebenden *Tectorialmembran* verankert sind (z.B. LIM, 1972), ist ein ständiger Kontakt zwischen den Sinneshärchen der inneren Haarzellen und der Tectorialmembran umstritten.³ Der Aufbau einer inneren Haarzelle geht aus der Abb. 6 hervor.

Eine Relativbewegung zwischen Basilarmembran und Tectorialmembran, wie sie bei einer Schwingung der Basilarmembran zustande kommt, führt zu einer Scherbewegung der Sinneshärchen. Es ist heute allgemein anerkannt, daß die durch die Scherbewegung hervorgerufene Deformation des oberen Haarzellpols - wie von DAVIS (1956, 1958, 1965) postuliert - zu einer Widerstandsänderung der Haarzellmembran führt und so bei einer Potentialdifferenz von etwa 140 mV zwischen Haarzellinnerem und Endolympe eine Änderung des durch die Membran fließenden Stromes (Rezeptorstrom) herbeiführt. Die mit dieser Stromänderung verbundene Potentialänderung des Haarzellinneren kann mit Hilfe einer in die Zelle eingeführten Elektrode als *Rezeptorpotential* abgeleitet werden. Die Ableitung des Rezeptorpotentials cochleärer Haarzellen ist methodisch sehr schwierig und daher erst in jüngster Zeit sowohl für innere Haarzellen (RUSSELL und SELICK, 1977a, 1977b) als auch für äußere Haarzellen (TANAKA et al., 1980) gelungen.

Wie SELICK und RUSSELL (1978, 1980) durch Untersuchungen mit sinusförmigen Schallreizen gezeigt haben, setzt sich das Rezeptorpotential innerer Haarzellen aus einem Gleichspannungsanteil (DC) und einem Wechselspannungsanteil (AC) zusammen. Das Verhältnis von AC- und DC-Anteil ist stark frequenzabhängig, wie die Abb. 7 verdeutlicht. Für Frequenzen unterhalb von etwa 1 kHz überwiegt der AC-Anteil, bei höheren Frequenzen der DC-Anteil. Abbildung 8 zeigt, daß der AC-Anteil bei Reizung mit Sinustönen keineswegs einer reinen Sinusschwingung gleicht. Vielmehr sieht es so aus, als ob das Rezeptorpotential einer Einweggleichrichtung unterliegt (SELICK und RUSSELL, 1980). Darüber hinaus konnte gezeigt werden, daß das Rezeptorpotential für Reizfrequenzen oberhalb von 200 Hz eng mit der Auslenkungsamplitude der Basilarmembran zusammenhängt, während für Frequenzen unterhalb von 200 Hz offenbar die Geschwindigkeit der Basilarmembranauslenkung maßgeblich ist (SELICK und RUSSELL, 1980).

³ LIM (1972) hatte keinen Anhaltspunkt für einen solchen Kontakt. ENGSTRÖM und ENGSTRÖM (1978) fanden dagegen in ihren elektronenmikroskopischen Präparaten der Tectorialmembran bei manchen Versuchstieren Abdrücke vor, die von den Sinneshärchen der inneren Haarzellen stammten.

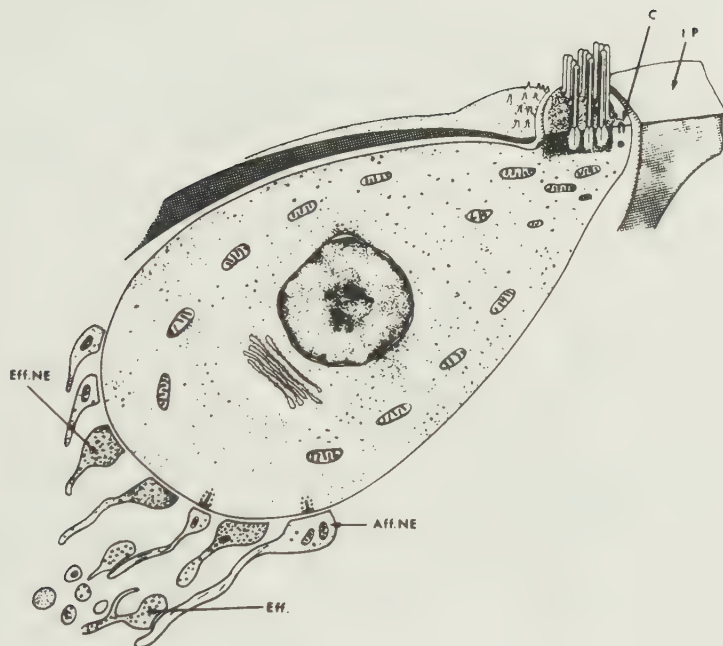


Abb. 6: Innere Haarzelle des Cortischen Organs. C - Centriole, IP - innere Pfeilerzelle, Eff. NE - Efferente Nervenendigung, Aff. NE - Afferente Nervenendigung.
(aus WERSÄLL et al., 1965)

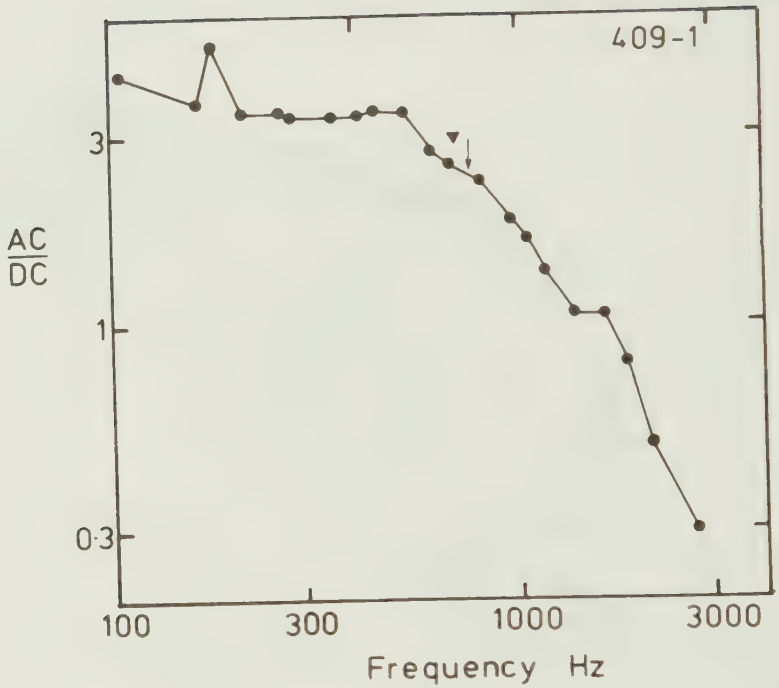


Abb. 7: Verhältnis von Wechselspannungs- und Gleichspannungskomponente des Rezeptorpotentials cochleärer Haarzellen als Funktion der Frequenz des dargebotenen akustischen Tonreizes.
(aus SELICK und RUSSELL, 1978)

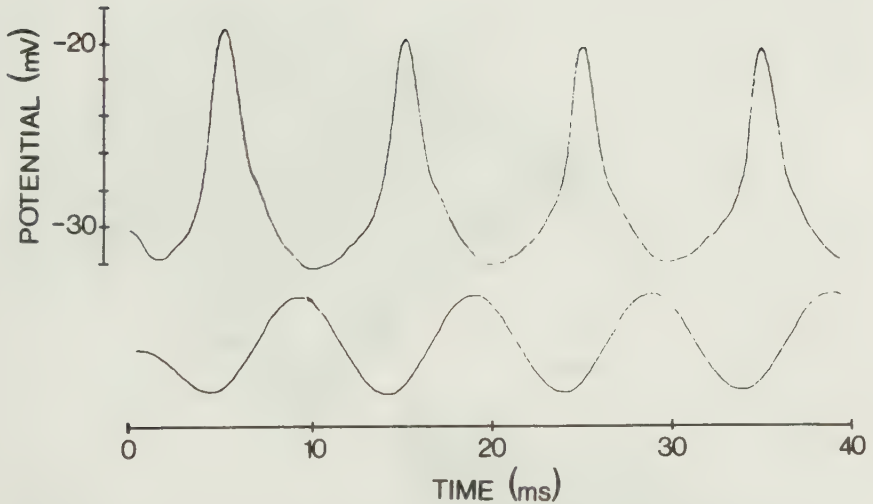


Abb. 8: Beziehung zwischen dem Rezeptorpotential einer cochleären Haarzelle und dem Schalldruck am Trommelfell bei Darbietung eines Tones von 102 Hz.
(nach SELICK und RUSSELL, 1980)

2.1.3 Innervation der Haarzellen

Abbildung 6 zeigt, daß an den unteren Pol einer inneren Haarzelle zahlreiche Nervenendigungen heranführen. Man unterscheidet dabei zwischen einer *afferenten Innervation*, über die Informationen vom Cortischen Organ zum Zentralnervensystem (ZNS) transportiert werden, und einer *efferenten Innervation*, die Informationen vom ZNS zum Cortischen Organ transportiert und auf diese Weise dafür sorgt, daß das ZNS auf den afferenten Informations-transport Einfluß nehmen kann. Die efferente Innervation des Cortischen Organs, die ausführlich von IURATO (1974) beschrieben wurde, wird in dieser Arbeit nicht weiter berücksichtigt.

Die Gesamtzahl aller afferenten Nervenfasern des Cortischen Organs beläuft sich beim Menschen auf etwa 30 000, bei der Katze sogar auf etwa 40 000 (eine Zusammenstellung diesbezüglicher Arbeiten findet man bei HARRISON und HOWE, 1974). In Abb. 9 ist die afferente Innervation des Cortischen

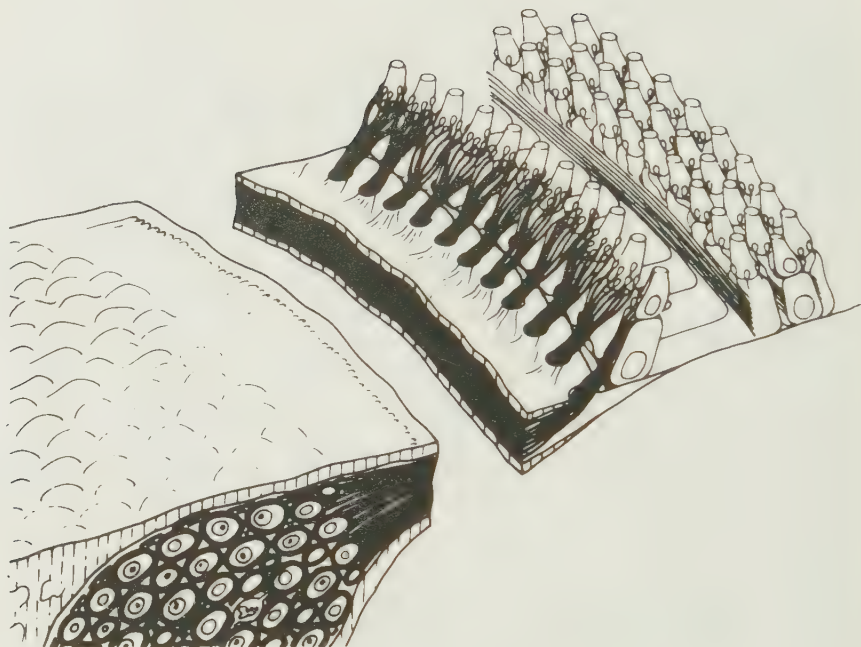


Abb. 9: Afferente Nervenversorgung des Cortischen Organs.
(aus SPOENDLIN, 1978)

Organs schematisch dargestellt. Nach SPOENDLIN (1978) verlaufen 95% aller Nervenfasern direkt und ohne Verästelungen vom Ganglion spirale zu den inneren Haarzellen, wo sie in der Regel mit nur einer einzigen Synapse enden; auf jede innere Haarzelle kommen im Durchschnitt 20 Nervenfasern. Nur 5% aller Nervenfasern versorgen die äußeren Haarzellen, wobei jede dieser Fasern Kollateralen zu etwa 10 äußeren Haarzellen sendet und jede äußere Haarzelle Kollateralen von mehreren Nervenfasern empfängt. Es sprechen derzeit zahlreiche Gründe dafür, daß die Nervenfasern, die die äußeren Haarzellen versorgen, keine Verbindung zum Zentralnervensystem haben (SPOENDLIN, 1978). Nach dieser Vorstellung stammen also alle Nervenfasern, die vom Ganglion spirale aus im Hörnerv zentralwärts laufen, von den inneren Haarzellen. Da bislang keine morphologischen Verbindungen zwischen dem System der äußeren Haarzellen und dem System der inneren Haarzellen gefunden wurden,

gibt es derzeit über die Rolle, die die äußeren Haarzellen in der akustischen Informationsverarbeitung spielen, lediglich Spekulationen (siehe z.B.: LYNN und SAYERS, 1970; ZWISLOCKI, 1974, 1975a, 1977; MANLEY, 1978; ZWICKER, 1979). Teilweise konnten die in diesen Arbeiten vorgestellten Modelle bereits durch neuere experimentelle Untersuchungen von SELICK und RUSSELL (1978) widerlegt werden. Festzustehen scheint allerdings, daß durch die äußeren Haarzellen die Sensitivität der inneren Haarzellen wesentlich gesteigert wird (siehe z.B.: DALLOS und HARRIS, 1978; ROBERTSON et al., 1980). In dieser Arbeit wird auf die äußeren Haarzellen nicht weiter eingegangen.

2.1.4 Synaptische Verbindung zwischen inneren Haarzellen und Hörnervenfaser

Die Informationsübertragung zwischen den inneren Haarzellen und den afferenten Fasern des Hörnerven (im folgenden kurz Hörnervenfaser genannt) findet an hochspezialisierten Übertragungsstellen, den *Synapsen*, statt. Zwischen Haarzelle und Hörnervenfaser klafft eine Lücke von etwa 20 nm (vgl. Abb. 6), der sogenannte synaptische Spalt zwischen präsynaptischer (zur Haarzelle gehörig) und subsynaptischer Membran (zur Nervenendigung gehörig). Entlang der präsynaptischen Membran befinden sich Bläschen (Vesikel) mit einer bisher noch nicht näher identifizierten Überträgersubstanz (*Transmitter*).

Die Funktionsweise dieser Synapsen stellt man sich wie folgt vor: Unter dem Einfluß des Rezeptorpotentials wird aus den Vesikeln Transmittersubstanz in den synaptischen Spalt abgegeben. Die Transmittermoleküle diffundieren durch den Spalt hindurch und bewirken über eine Leitfähigkeitsänderung eine Depolarisation der subsynaptischen Membran (*Generatorpotential* nach DAVIS, 1961). Bisher ist es leider noch nicht gelungen, im Cortischen Organ eines Säugetieres ein Generatorpotential abzuleiten.⁴

⁴Das von DALLOS (1971; siehe auch zugehörige Diskussion: Antwort von P. DALLOS auf eine Frage von J. TONNDORF, Seite 89) im "summing potential" nachgewiesene "generator potential" beruht auf einer extrazellulären Ableitung, in der die Summe zahlreicher individueller Generatorpotentiale erfaßt wurde.

2.1.5 Die Hörnervenfaser

Hörnervenfaseren besitzen wie alle Nervenfasern die Eigenschaft, auf einen kurzen elektrischen Reiz nach einem Alles-oder-Nichts-Gesetz zu reagieren: Ist der Reiz überschwellig, so wird ein *Aktionspotential* ausgelöst und ohne Abschwächung fortgeleitet. Ist der Reiz dagegen unterschwellig, kommt es nur zu einer lokalen Antwort, die mit zunehmender Entfernung vom Entstehungs-ort schließlich verschwindet. Somit ist ein Informationstransport über längere Distanzen - wie im Falle der Hörnervenfaseren - nur in Form von Aktionspotentialen möglich.⁵

Der elektrische Reiz, der in einer Hörnervenfaser Aktionspotentiale auslöst, ist das im vorigen Abschnitt beschriebene Generatorpotential. Wie aus einem Generatorpotential ein Aktionspotential entsteht, konnte von FURUKAWA und ISHII (1967) experimentell gezeigt werden (allerdings nur beim Goldfisch). Den beiden Autoren ist es gelungen, in der Nähe der Synapse intrazelluläre Ableitungen von den Nervenfasern vorzunehmen. Die in der oberen Hälfte der Abb. 10 gezeigten Beispiele wurden in Abwesenheit eines akustischen Reizes erhalten (Spontanaktivität, siehe Abschnitt 2.2.1); die in der unteren Hälfte gezeigten Beispiele wurden dagegen erhalten, während ein Sinuston von 250 Hz (dargestellt in der untersten Spur) dargeboten wurde. In beiden Abbildungen erkennt man, wie aus kleinen Potentialschwankungen plötzlich hohe Potentialspitzen, die Aktionspotentiale, aufschießen. Die kleinen Potentialschwankungen, die in der oberen Abbildung scheinbar regellos erfolgen, während sie in der unteren Abbildung offenbar mit dem akustischen Reiz synchronisiert sind, bezeichnet man als *exzitatorische postsynaptische Potentiale* (EPSP). Sie stellen ein Abbild des Generatorpotentials (DAVIS, 1961) dar. Bei einer Reizfrequenz von 800 Hz beträgt die Anstiegszeit bis zum Maximum eines EPSP nur etwa 0,35 ms, der dann erfolgende Potentialabfall besitzt eine Zeitkonstante von etwa 0,45 ms; die Dauer eines EPSP ist umso kürzer, je höher die Frequenz des Reizes ist (FURUKAWA et al., 1972).

⁵ Was in diesem Zusammenhang unter "längerer Distanz" zu verstehen ist, hängt vom Durchmesser der Nervenfasern und anderen Parametern ab (siehe dazu STEIN, 1970, 1972).

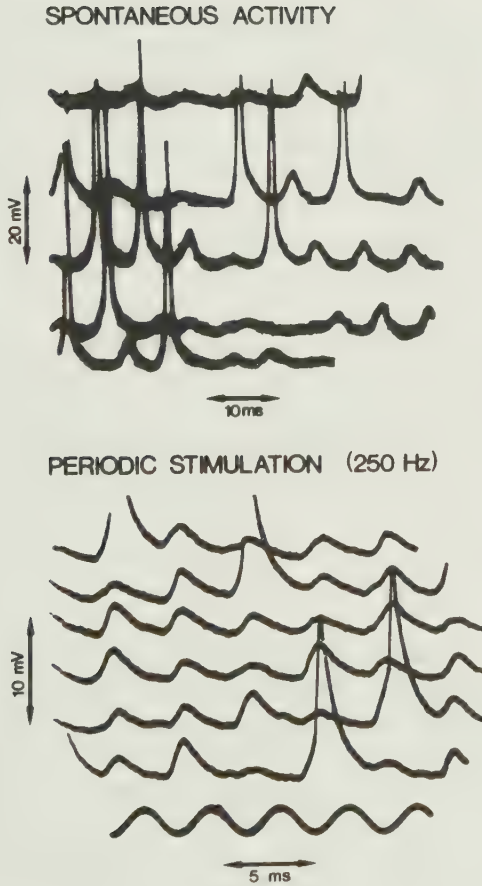


Abb. 10: Exzitatorische postsynaptische Potentiale mit vereinzelten Aktionspotentialen, abgeleitet von afferenten Nervenfasern des Sacculus des Goldfisches.

Oben: Spontanaktivität.

Unten: Periodische Reizung (250 Hz); die Form des Reizes selbst ist in der untersten Spur dargestellt.

(nach FURUKAWA und ISHII, 1967)

Da die Form aller Aktionspotentiale mehr oder weniger identisch ist, kann die von einer Hörnervenfaser transportierte Information nur in der zeitlichen Aufeinanderfolge der Aktionspotentiale verschlüsselt sein. Man kann daher eine Folge von Aktionspotentialen ohne weiteres betrachten als eine Folge von Ereignissen, die durch den Zeitpunkt ihres Auftretens vollständig charakterisiert sind. Solche Ereignisse heißen *Punkt ereignisse*. Mathematisch betrachtet stellt eine Folge von Punkt ereignissen eine Realisation eines *stochastischen Punktprozesses* dar (siehe z.B. COX und MILLER, 1965). Der Begriff "Aktionspotential" wird im folgenden nur noch dann benutzt, wenn der Potentialcharakter betont werden soll; in allen anderen Fällen, wo der Ereignischarakter hervorgehoben werden soll, wird dagegen im folgenden der Begriff *Entladung* verwandt.

Es gibt einen kürzesten zeitlichen Abstand zwischen zwei Entladungen, der auch bei höchsten Reizintensitäten nicht unterschritten werden kann. Diesen kürzesten Abstand bezeichnet man als *absolute Refraktärzeit*; sie liegt bei Hörnervenfaser in der Größenordnung von 0,8 ms (siehe Abschnitt 4.8). Auch nach Ablauf der absoluten Refraktärzeit ist eine Hörnervenfaser noch nicht wieder voll erregbar; vielmehr schließt sich eine *relative Refraktärzeit* an, in der sich die Schwelle für die Auslösung einer Entladung langsam einem festen Wert, der Schwelle der vollständig erholten Nervenfasers, nähert.

Die Schwelle einer Nervenfasers und somit auch die Dauer von absoluter und relativer Refraktärzeit wird klassischerweise mit Hilfe elektrischer Testreize bestimmt. Bei einer Untersuchung des Entladungsverhaltens von Hörnervenfaser bei akustischer Reizung hat der Untersucher jedoch keine unmittelbare Kontrolle über den auf die Hörnervenfaser einwirkenden elektrischen Reiz, das Generatorpotential.⁶ In dieser Arbeit werden die Begriffe absolute und relative Refraktärzeit daher zweckmäßigerweise in einem probabilistischen Sinne verwandt: Unter einer relativen bzw. absoluten Refraktärzeit wird derjenige auf eine vorangegangene Entladung folgende Zeitraum bezeichnet, in dem die Wahrscheinlichkeit für eine neue Entladung herabgesetzt bzw. gleich Null ist. Die so definierten Refraktärzeiten hängen möglicherweise nicht nur von Eigenschaften der Nervenfasermembran, sondern auch von Eigenschaften der zwischen Haarzelle und Hörnervenfaser befindlichen Synapse ab.

⁶ Die Antwort einer Hörnervenfaser auf elektrische Reize wurde von MOXON (1968) untersucht.

2.2 Das Entladungsverhalten von Hörnervenfasern

Es wurde soeben dargelegt, daß die von einer Nervenfasern fortgeleiteten Folgen von Entladungen als Realisation eines stochastischen Punktprozesses betrachtet werden können. In diesem Abschnitt soll nun beschrieben werden, welche Beziehungen zwischen dem Entladungsverhalten von Hörnervenfaseren und dem akustischen Reiz bestehen. Gleichzeitig sollen dabei die in der Neurophysiologie gebräuchlichsten Methoden zur Auswertung einer Folge von Punktereignissen vorgestellt werden.

Ausführlichere Darstellungen des Entladungsverhaltens von Hörnervenfaseren bzw. Übersichten mit weiteren Literaturverweisen findet man z.B. bei KIANG et al. (1965) sowie EVANS (1975). Die statistische Auswertung von Entladungsfolgen ist z.B. bei MOORE et al. (1966) sowie PERKEL et al. (1967) ausführlich behandelt. Darüber hinaus sei auf eine Monographie von COX und LEWIS (1966) hingewiesen, die sich auf einer allgemeineren, mathematisch anspruchsvolleren Ebene sehr eingehend mit der statistischen Analyse einer Folge von Punktereignissen befaßt.

2.2.1 Spontanaktivität

Die Entladungsaktivität einer Hörnervenfaser in Abwesenheit eines akustischen Reizes⁷ wird als Spontanaktivität bezeichnet. Abbildung 11 zeigt Folgen spontaner Entladungen von drei verschiedenen Hörnervenfaseren. Schon auf den ersten Blick ist zu sehen, daß sich die *mittlere Entladungsrate* in den drei Beispielen stark unterscheidet. KIANG und Mitarbeiter (1965) fanden in ihrem umfangreichen Datenmaterial für die mittlere Spontanentladungsrate einen Schwankungsbereich von weniger als 6/min bis etwa 100/s.

⁷ In der Praxis ist es unmöglich, alle akustischen Reizquellen zu eliminieren. KIANG und Mitarbeiter (1965) wiesen darauf hin, daß die Reizschwelle des Hörorgans so niedrig ist, daß möglicherweise schon die Brownsche Molekularbewegung der Luftmoleküle einen Höreindruck herbeiführen kann. Hinzu kommen vom Versuchstier selbst hervorgerufene Reize wie Herzschlag und Atmung. Aus diesem Grunde definierten sie Spontanaktivität als die Aktivität in Abwesenheit eines vom Untersucher kontrollierten Reizes.

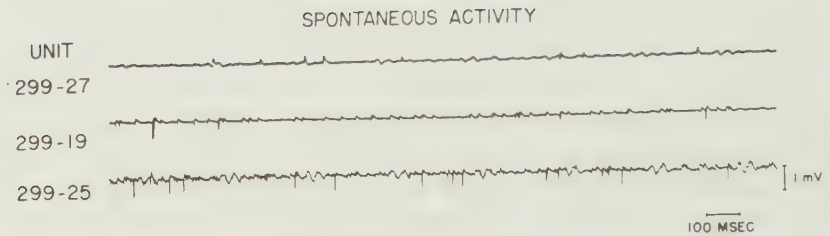


Abb. 11: Spontanentladungen von drei verschiedenen Hörnervenfaser.
(aus KIANG et al., 1965)

Die mittlere Entladungsaktivität sagt nichts darüber aus, in welcher Weise die Entladungen aufeinanderfolgen, ob mehr oder weniger periodisch oder scheinbar regellos. Zur weiteren Charakterisierung einer Entladungsfolge zieht man daher die Verteilung des Intervalls zwischen zwei aufeinanderfolgenden Entladungen heran. Es gibt mehrere äquivalente Möglichkeiten, eine solche Verteilung zu beschreiben; am gebräuchlichsten ist die *Wahrscheinlichkeitsdichtefunktion* f , kurz Dichtefunktion genannt. Um eine Schätzung für die Dichtefunktion zu erhalten, geht man wie folgt vor (siehe Abb. 12 (B)): Zunächst werden für die Intervalllänge X Klassen der Breite Δx festgelegt; ein Intervall fällt in die erste Klasse, wenn $0 \leq X < \Delta x$ gilt, in die zweite Klasse, wenn $\Delta x \leq X < 2\Delta x$ gilt, und so weiter. Daraufhin wird untersucht, wieviele Intervalle der Entladungsfolge in die einzelnen Klassen fallen. Sei nun $\hat{f}_k$ die Anzahl der in die k -te Klasse fallenden Intervalle, dividiert durch die Klassenbreite Δx und die Gesamtzahl der Intervalle der Entladungsfolge (Anzahl der Entladungen minus 1). Schätzungsfunktion für die Dichte f ist dann

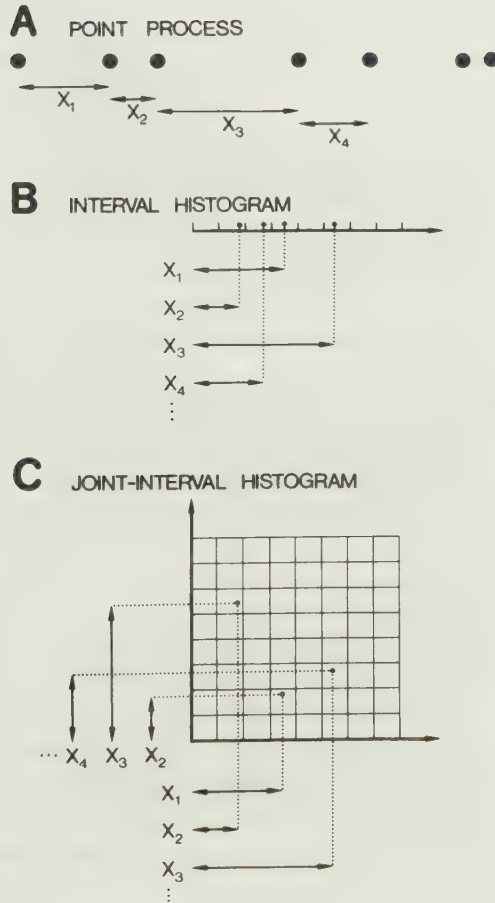


Abb. 12: (A) Schematische Darstellung eines stochastischen Punktprozesses mit Definition der Intervalllängen X_i ($i \geq 1$).

(B) Berechnung eines Intervall-Histogramms.

(C) Berechnung eines Verbundintervallhistogramms.

die Treppenfunktion

$$\tilde{f}(x) = \sum_{k=1}^{\infty} \tilde{f}_k \cdot [u(x-(k-1)\Delta x) - u(x-k\Delta x)], \quad (2.2.1)$$

wobei u die durch

$$u(x) = \begin{cases} 0 & \text{für } x < 0 \\ 1 & \text{für } x \geq 0 \end{cases} \quad (2.2.2)$$

definierte Einheitssprungfunktion ist. Die Schätzfunktion $\tilde{f}$ bezeichnet man als *Intervallhistogramm* (interdischarge interval histogram).⁸

Abbildung 13 (A) zeigt das Intervallhistogramm einer Hörnervenfaser im Zustand der Spontanaktivität. Die Abbildung belegt, daß das kürzest mögliche Intervall zwischen zwei aufeinanderfolgenden Entladungen, das ja durch die absolute Refraktärzeit der Nervenfaser bedingt ist, zwischen 0,5 ms und 1 ms liegt. Nach Ablauf der absoluten Refraktärzeit wächst die Entladungswahrscheinlichkeit rasch an bis zu einem Maximum bei etwa 6 ms. Danach folgt ein monotoner Abfall der Entladungswahrscheinlichkeit, der rasch einen exponentiellen Verlauf annimmt. In Abb. 13 (B) ist das gleiche Histogramm semilogarithmisch dargestellt. Beim Übergang zu dieser Darstellung geht ein exponentiell verlaufendes Kurvenstück in eine Gerade über.

Es ist bemerkenswert, daß die Lage des Maximums eines Intervallhistogramms (*Modalwert*) für alle Hörnervenfaseren etwa gleich ist. In Abb. 14 ist der Modalwert in Abhängigkeit von der spontanen Entladungsrate dargestellt. Man erkennt zwar einen leichten Trend (abnehmender Modalwert mit wachsender Entladungsrate), fast alle Modalwerte liegen jedoch in dem engen Bereich zwischen 4 und 7 ms.

⁸ In der Literatur ist häufig die Fläche des Intervallhistogramms noch nicht auf den Wert 1 normiert, wie es für eine Verteilungsdichtefunktion gefordert werden muß.

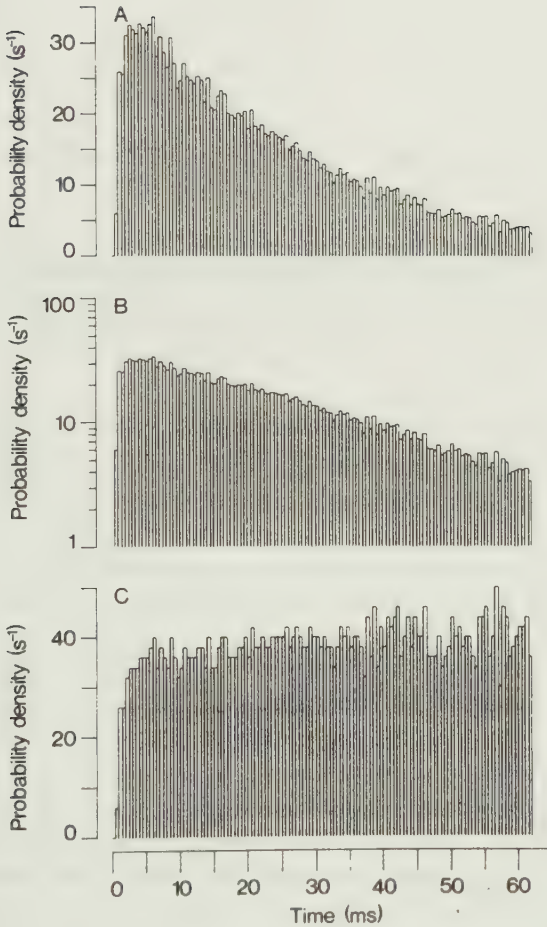


Abb. 13: (A) Intervallhistogramm, berechnet aus einer Folge spontaner Hörnervenfaserentladungen.

(B) Dasselbe Intervallhistogramm in semilogarithmischer Darstellung.

(C) PDT-Histogramm (Schätzfunktion der altersabhängigen Ausfallrate), berechnet aus dem Intervallhistogramm der Abb. A.

(Die der Abbildung zugrundeliegenden Daten wurden übernommen aus GRAY, 1966 (unit 356-25, Spontanentladungsrate 37/s))

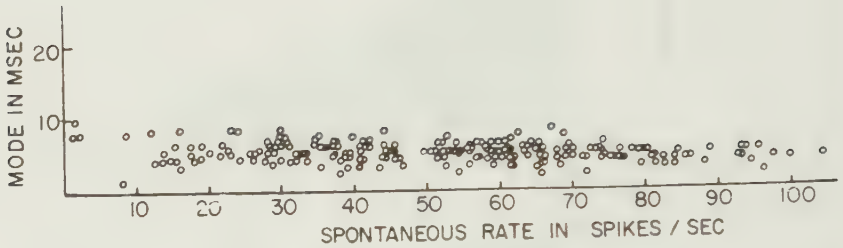


Abb. 14: Modalwerte von Intervallhistogrammen spontanaktiver Hörnervenfaser.
(aus KIANG et al., 1965)

Statt des Intervallhistogramms $\hat{f}$ kann man auch die beiden zu $\hat{f}$ äquivalenten Funktionen

$$\hat{G}(x) = 1 - \Delta x \cdot \sum_{k=1}^{\infty} \hat{f}_k \cdot u(x - k\Delta x) \quad (2.2.3)$$

und

$$\hat{\phi}(x) = \hat{f}(x) / \hat{G}(x) \quad (2.2.4)$$

betrachten.⁹ $\hat{G}(x)$ ist eine Treppenfunktion, die für $(k-1)\Delta x \leq x < k\Delta x$ den Wert

$$\hat{G}_k = 1 - \Delta x \cdot \sum_{i=1}^{k-1} \hat{f}_i = \Delta x \cdot \sum_{i=k}^{\infty} \hat{f}_i$$

besitzt. Wie man sieht, ist $\hat{G}_k$ der Schätzwert für die Wahrscheinlichkeit, daß ein Intervall mindestens die Länge $(k-1)\Delta x$ hat.

⁹ In der Praxis gibt es immer ein $x_{\max}$ mit $\hat{G}(x)=0$ für $x \geq x_{\max}$.

Für $x \geq x_{\max}$ ist daher $\hat{\phi}(x)$ nicht definiert.

Die Treppenfunktion $\hat{\phi}(x)$ besitzt für $(k-1)\Delta x \leq x < k\Delta x$ den Wert

$$\hat{\phi}_k = \frac{\hat{r}_k}{\Delta x \cdot \sum_{i=k}^{\infty} \hat{r}_i}.$$

$\hat{\phi}_k \Delta x$ ist der Schätzwert für die Wahrscheinlichkeit, daß ein Entladungsintervall eine Länge X mit $(k-1)\Delta x \leq X < k\Delta x$ hat unter der Bedingung, daß es mindestens die Länge $(k-1)\Delta x$ hat.¹⁰ Anders formuliert: Angenommen die letzte Entladung liegt $(k-1)\Delta x$ Zeiteinheiten zurück, dann ist der Schätzwert für die Wahrscheinlichkeit, daß nun innerhalb der nächsten Δx Zeiteinheiten eine Entladung stattfindet, $\hat{\phi}_k \Delta x$.

Für die Funktion $\hat{\phi}(x)$ wurde von LOTKENHÖNER et al. (1980b) der Begriff *PDT-Histogramm* (post-discharge time histogram) vorgeschlagen. In der neurophysiologischen Literatur sind auch die Bezeichnungen "postimpulse probability" (POGGIO und VIERNSTEIN, 1964), "conditional probability" (GOLDBERG et al., 1964), "hazard function" (GRAY, 1966, 1967) und andere benutzt worden (siehe MOORE et al., 1966). Abbildung 15 (C) zeigt das PDT-Histogramm, das aus dem Intervall-Histogramm der Abb. 13 (A) berechnet wurde. Die Anfangsteile von Intervall- und PDT-Histogramm sind naturgemäß fast identisch, da der Wert der Funktion $\hat{G}(x)$ für kleine Werte von x nahezu gleich eins ist. So zeigt auch das PDT-Histogramm nach einer Totzeit von 0,5 ms zunächst einen raschen Anstieg. Dieser Anstieg verlangsamt sich dann, und die Kurve strebt asymptotisch einem Grenzwert zu. Die Bedeutung des PDT-Histogramms wird im weiteren Verlauf dieser Arbeit noch genügend herausgestellt werden. Vorerst mag der Hinweis genügen, daß ein PDT-Histogramm widerspiegelt, wie sich die für das Zustandekommen von Entladungen verantwortlichen Strukturen von einer vorangegangenen Entladung erholen.

¹⁰ Die Wahrscheinlichkeit, daß ein Entladungsintervall die Länge $(k-1)\Delta x \leq X < k\Delta x$ hat, bezieht sich auf die Menge aller Entladungsintervalle, zu der auch Entladungsintervalle mit $X < (k-1)\Delta x$ gehören können. Durch die Bedingung $X \geq (k-1)\Delta x$ wird aus dieser Menge eine Untermenge herausgegriffen.

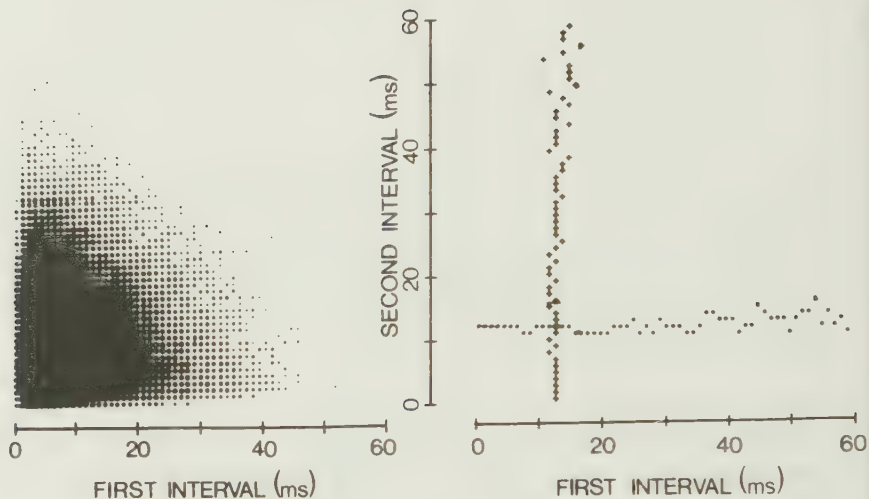


Abb. 15: Links: Verbundintervallhistogramm erster Ordnung, berechnet aus einer Folge spontaner Hörnervenfaserentladungen.

Rechts: Mittelwerte der Reihen und Spalten des in der linken Hälfte dargestellten Verbundintervallhistogramms.

(nach KIANG et al., 1965)

Ein Intervall- oder PDT-Histogramm bliebe unverändert, wenn die Intervalle einer Entladungsfolge vor der Auswertung völlig neu geordnet würden. Die beiden Histogrammtypen enthalten also keinerlei Information darüber, wie die Intervalle in der Entladungsfolge angeordnet sind, d.h.: Intervall- bzw. PDT-Histogramm können nur dann eine Entladungsfolge ausreichend beschreiben, wenn die Intervalle zwischen zwei aufeinanderfolgenden Entladungen voneinander unabhängig sind. Um nun für eine vorgegebene Entladungsfolge festzustellen, ob wirklich eine Unabhängigkeit der Intervalle angenommen werden kann, gibt es zwei Möglichkeiten (MOORE et al., 1966). Erstens kann in der gleichen Weise, wie soeben die Verteilung der Intervalle zwischen aufeinanderfolgenden Entladungen untersucht wurde, auch die Verteilung der Intervalle höherer Ordnung untersucht werden, also die Verteilung der Intervalle bis zur übernächsten Entladung, bis zur überübernächsten Entladung usw. Wenn die Intervalle zwischen zwei aufeinanderfolgenden Entladungen wirklich unabhängig voneinander sind,

müßte man die Dichtefunktion für ein Intervall höherer Ordnung auch durch sukzessive Faltung der Dichtefunktion für das Intervall erster Ordnung mit sich selbst erhalten können. Auf dieses Verfahren soll hier jedoch nicht näher eingegangen werden. Die zweite Möglichkeit, eine Abhängigkeit der Intervalle voneinander aufzudecken, besteht in der Berechnung eines *Verbundintervallhistogramms* (joint interval histogram).

Hier soll nur das Verbundintervallhistogramm erster Ordnung betrachtet werden (GERSTEIN, 1961; RODIECK et al., 1962); es soll also dargelegt werden, in welcher Weise das Intervall zwischen zwei Entladungen von der Länge des vorangegangenen Intervalls abhängt. Abbildung 12 (C) verdeutlicht, daß die Berechnung eines solchen Verbundintervallhistogramms nichts anderes als die gleichzeitige Berechnung einer Schar von Intervallhistogrammen ist, mit der Klasse des vorhergehenden Intervalls als Scharparameter. Um eine dreidimensionale Zeichnung zu vermeiden, begnügt man sich zur Darstellung eines Verbundintervallhistogramms mit einem zweidimensionalen Schema, in dem für jedes Klassenpaar die Größe der Entladungswahrscheinlichkeit durch den Grad der Schwärzung zum Ausdruck gebracht wird. Die linke Hälfte der Abb. 15 zeigt das Verbundintervallhistogramm einer Hörnervenfaser im Zustand der Spontanaktivität; in der rechten Hälfte sind die Reihen und Spalten dieses Verbundintervallhistogramms gemittelt worden. Durch die Reihen- bzw. Spaltenmittelwerte lassen sich offensichtlich gut zwei parallel zu den Achsen verlaufende Geraden hindurchlegen. Das bedeutet, daß im Falle der Spontanaktivität die Länge eines Intervalles nicht von der Länge des vorhergehenden Intervalles abhängt, die Intervalle der Entladungsfolge können also als unabhängig betrachtet werden. Dieses Ergebnis ist von allergrößter Bedeutung; alle weiteren in dieser Arbeit angestellten Überlegungen bauen darauf auf.

2.2.2 Sinusförmige akustische Dauerreize

Die beiden einfachsten akustischen Reizformen sind sinusförmige Dauerreize (reine Töne) und Clicks. Während ein Click im Idealfalle eine unendlich kurze Dauer hat, also als punktförmig im Zeitbereich angesehen werden kann, enthält ein Sinusreiz nur eine einzige Frequenz, kann also als punktförmig im Frequenzbereich betrachtet werden. In dieser Arbeit interessiert jedoch weniger, wie der akustische Reiz aussieht, sondern vielmehr, welcher Reiz auf die Haarzelle einwirkt. Wenn der akustische Reiz sinusförmig ist, dann ist auch der auf die Haarzelle einwirkende Reiz in erster Näherung sinusförmig. Wird jedoch ein akustischer Clickreiz benutzt, dann entspricht die Form des auf die Haarzelle einwirkenden Reizes in erster Näherung der Impulsantwort desjenigen Basilararmembranabschnittes, auf dem sich die Haarzelle befindet. Der Einfachheit halber erscheint es daher zweckmäßig, zunächst die Antwort einer Hörnervenfaser auf einen sinusförmigen akustischen Reiz zu betrachten.

Abbildung 16 zeigt, in welcher Weise die mittlere Entladungsrate einer Hörnervenfaser von Frequenz und Intensität eines Sinusreizes abhängt ("isointensity contours"). Die gestrichelten Linien markieren den Bereich, in dem die spontane Entladungsrate der Nervenfasern liegt. Man erkennt, daß die Entladungsrate für Reizfrequenzen oberhalb von 1800 Hz auch bei hohen Reizintensitäten nicht über den Bereich der Spontanaktivität hinauskommt. Bei einer Reizintensität von 40 dB erreicht die Entladungsrate bei etwa 1100 Hz ein deutliches Maximum, das mit wachsender Reizintensität etwas zu kleineren Frequenzen hin verschoben wird. Die Frequenz, für die eine Hörnervenfaser maximal empfindlich ist, wird als *charakteristische Frequenz* (CF) bezeichnet. Zu niedrigeren Frequenzen hin fällt die Entladungsrate bei Reizintensitäten unterhalb von 80 dB rasch ab.

Schon in Abb. 16 wird ein *Sättigungsverhalten* erkennbar, wenn die mittlere Entladungsrate bei festgehaltener Frequenz als Funktion der Reizintensität betrachtet wird. Um dieses Sättigungsverhalten weiter zu verdeutlichen, wurde in Abb. 17 für fünf Nervenfasern die mittlere Entladungsrate als Funktion der Reizintensität dargestellt, wobei als Reiz ein Sinuston mit der charakteristischen Frequenz der Nervenfasern verwandt wurde. Die dar-

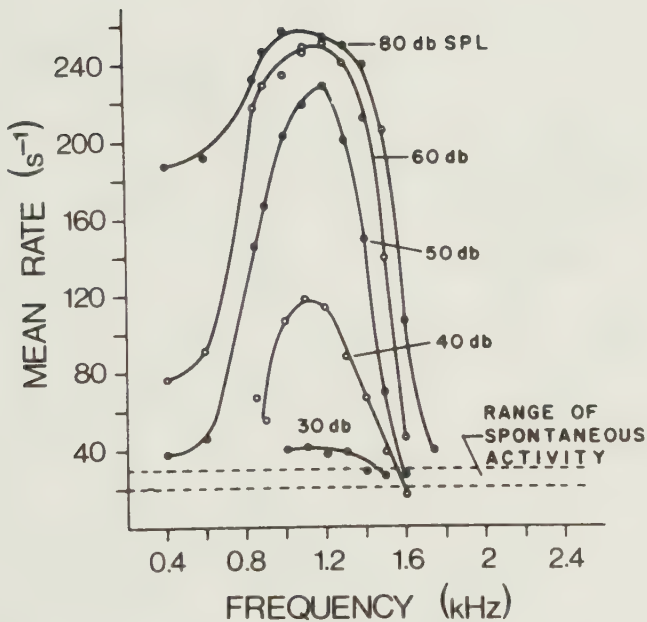


Abb. 16: Mittlere Entladungsrate einer Hörnervenfaser in Abhängigkeit von der Frequenz des dargebotenen Sinustonreizes, dargestellt für mehrere Reizintensitäten ("response area", "isointensity contours").
(nach ROSE et al., 1967)

gestellten Kurven besitzen einen S-förmigen Verlauf (man betrachte zum Beispiel unit 68-137-3): Bei niedriger Reizintensität ist der Anstieg der Kurven gering; in einem engumschriebenen Bereich, der bei den beiden Fasern mit der niedrigsten Schwelle nur etwa 20 dB umfaßt, erfolgt dann ein rascher Anstieg; für hohe Intensitäten strebt die Entladungsrate entweder asymptotisch einem Grenzwert zu oder nimmt sogar wieder ab.

Aus Abb. 16 geht hervor, daß eine Hörnervenfaser auf eine bestimmte Frequenz, die charakteristische Frequenz, abgestimmt ist; jedoch ist die in dieser Abbildung zum Ausdruck kommende Abstimmung nicht unmittelbar mit der in Abschnitt 2.2.1 (Abb. 3) beschriebenen Abstimmung der Basilarmembran

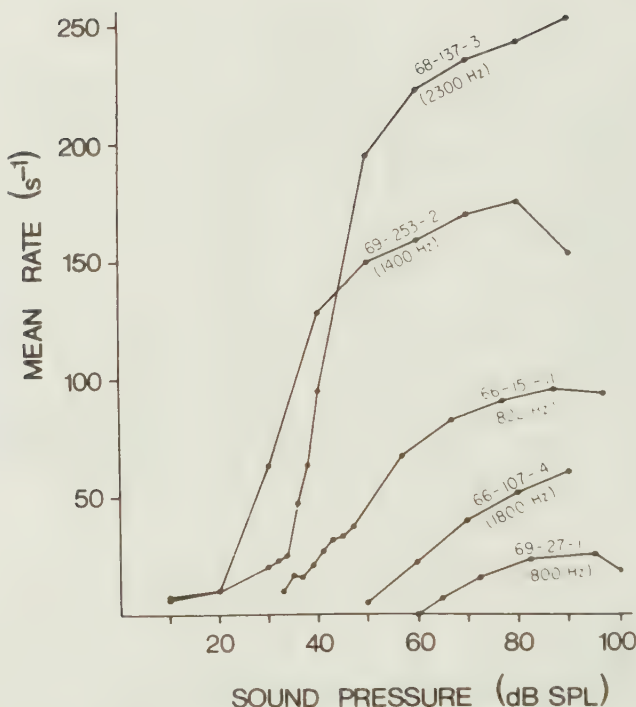


Abb. 17: Mittlere Entladungsraten einiger Hörnervenfaser in Abhängigkeit von der Intensität des dargebotenen Sinustonreizes. Die Frequenz des dargebotenen Tones entspricht jeweils der CF der betreffenden Faser.
(nach ROSE et al., 1971)

vergleichbar. Nach GEISLER et al. (1974) kann man jedoch aus den in Abb. 16 gezeigten "isointensity contours" sogenannte "isorate contours" berechnen, die ein Analogon zu den Tuningkurven der Basilarmembran darstellen. Eine solche "isorate contour" ist in Abb. 18 dargestellt (durchgezogene Kurve). Diese Kurve gibt diejenige Reizintensität als Funktion der Frequenz an, die nötig ist, um eine bestimmte, für alle Frequenzen festgehaltene Entladungsrate hervorzurufen. Die beiden in Abb. 3 dargestellten Abstimmkurven der Basilarmembran wurden "auf den Kopf gestellt" und zum Vergleich als gestrichelte Kurven in die Abb. 18 übertragen. Da diese Abstimmkurven der

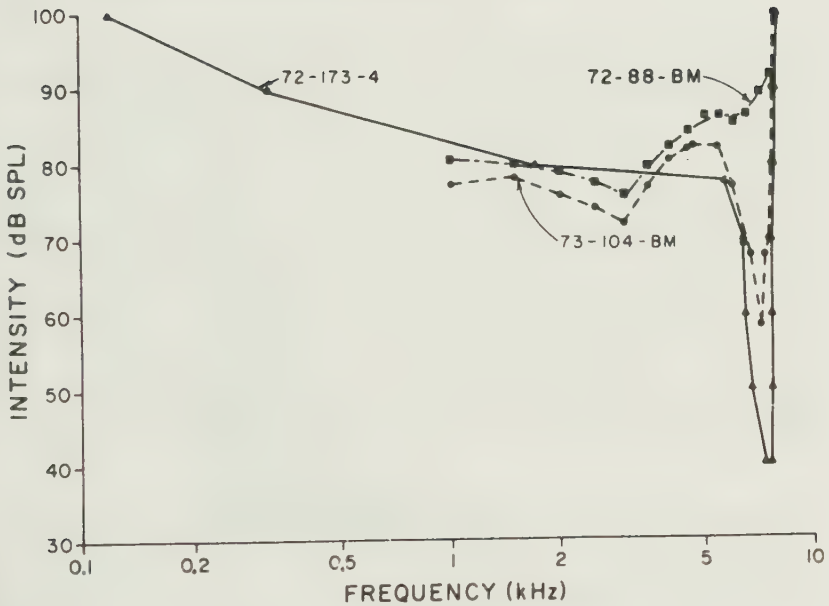


Abb. 18: Vergleich der Abstimmkurve einer Hörnervenfaser (72-173-4) mit zwei Abstimmkurven der Basilarmembran (72-88-BM, 73-104-BM). (aus RHODE, 1980)

Basilarmembran - lineare Eigenschaften von Mittelohr und Basilarmembran vorausgesetzt - auch so interpretiert werden können, daß sie diejenige Auslenkung des Hammers als Funktion der Frequenz angeben, die nötig ist, um eine bestimmte Auslenkung der Basilarmembran hervorzurufen, ist nun ein direkter Vergleich der Abstimmung von Basilarmembran und Hörnervenfaser möglich. Abbildung 18 zeigt, daß die Abstimmung einer Hörnervenfaser deutlich schärfer ist als die schärfste Abstimmung, die man bislang für die Basilarmembran gefunden hat. Nach SELICK und RUSSELL (1978) zeigen die Rezeptorpotentiale der Haarzellen eine ähnliche Abstimmung wie die Hörnervenfaser. Die Ursache für die Verschärfung der Abstimmung ist also in Vorgängen zu suchen, die mit der Transformation der Basilarmembranschwingung an einem bestimmten Orte in das Rezeptorpotential

einer sich an eben diesem Orte befindlichen Haarzelle zusammenhängen.

Um über die mittlere Entladungsrate hinaus weitere Informationen über das Entladungsverhalten einer Hörnervenfaser bei sinusförmiger Reizung zu erhalten, kann man - wie im Falle der Spontanaktivität - zunächst wiederum ein Intervallhistogramm berechnen. Abbildung 19 zeigt ein solches Intervallhistogramm für eine Reizfrequenz von 1000 Hz. Es besteht aus zahlreichen einzelnen Peaks, die jeweils 1 ms (Periodenlänge des Reizes) voneinander entfernt sind und in ihrer Amplitude mit wachsender Zeit exponentiell abfallen. Man kann daraus den einfachen Schluß ziehen, daß die Entladungswahrscheinlichkeit erhöht ist, wenn die vorhergehende Entladung um ein ganzzahliges Vielfaches der Reizperiode zurückliegt. Bei komplizierteren akustischen Reizen, z.B. Zweitonreizen (HIND et al., 1967; ROSE et al., 1969), kann die Interpretation eines Intervallhistogramms schwierig werden.

Es wurde oben darauf hingewiesen, daß ein Intervallhistogramm nur solche Eigenschaften einer Entladungsfolge aufzeigt, die invariant gegenüber einer beliebigen Umordnung der Intervalle sind. Eine solche Umordnung ist mit einer Zuordnung der Entladungen zur Phase des Reizes nicht vereinbar. Um die Phasenabhängigkeit der Entladungswahrscheinlichkeit sichtbar zu machen, zieht man ein *Periodenhistogramm* heran, dessen Berechnung wie folgt vor sich geht: Die Periodendauer T des Reizes wird in m Klassen der Breite $\Delta t = T/m$ unterteilt. Eine Entladung, die zur Zeit t stattfindet, wird der k -ten Klasse zugerechnet, wenn $(k-1)\Delta t \leq t \bmod T < k\Delta t$ gilt. Sei $\hat{p}_j$ die Anzahl der in die j -te Klasse fallenden Entladungen, dividiert durch die Anzahl der Reizperioden und die Klassenbreite Δt . Unter einem Periodenhistogramm versteht man dann die für $0 \leq t < T$ definierte Treppenfunktion

$$\hat{p}(t) := \sum_{j=1}^m \hat{p}_j \cdot [u(t-(j-1)\Delta t) - u(t-j\Delta t)], \quad (2.2.5)$$

wobei u wiederum die durch (2.2.2) definierte Einheitssprungfunktion ist. Das Periodenhistogramm $\hat{p}(t)$ kann als Schätzung für die Funktion $p(t)$ betrachtet werden, die die Wahrscheinlichkeitsdichte für eine Entladung in Abhängigkeit von der Phase des Reizes angibt.

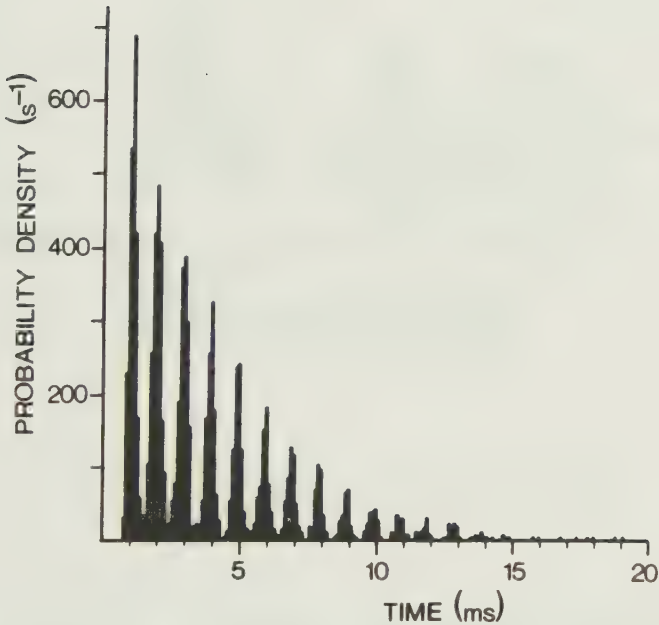


Abb. 19: Intervallhistogramm, berechnet aus der Entladungsaktivität einer Hörnervenfaser bei Darbietung eines Sinustonreizes von 1000 Hz. Die "isointensity contours" der Faser sind in der Abb. 16 dargestellt.
(nach ROSE et al., 1967 (fig. 1D))

Ein Beispiel für ein Periodenhistogramm wird in Abb. 20 gezeigt. Akustischer Reiz war hier ein Sinuston von 1000 Hz und 75 dB SPL, die mittlere Entladungsrate der Faser betrug 96 s^{-1} . Die Form des akustischen Reizes spiegelt sich deutlich im Aussehen dieses Periodenhistogrammes wieder: Die gestrichelte Kurve stellt eine Sinusfunktion dar, die durch geeignete Wahl von Amplitude und Phase an das Histogramm angepaßt wurde; vergleicht man diese Kurve mit dem Periodenhistogramm, so kommt man zu dem Ergebnis, daß das Periodenhistogramm näherungsweise als gleichgerichtete Sinusschwingung betrachtet werden kann. Der *Gleichrichtungseffekt* läßt sich dadurch erklären, daß eine Auslenkung der Basilarmembran in der einen Richtung eine erhöhte Entladungswahrscheinlichkeit bedeutet (BRUGGE et al., 1969), während eine Auslenkung in die andere Richtung zu einer Reduktion der Entladungswahrscheinlichkeit unter das Niveau der Spontanaktivität führt.

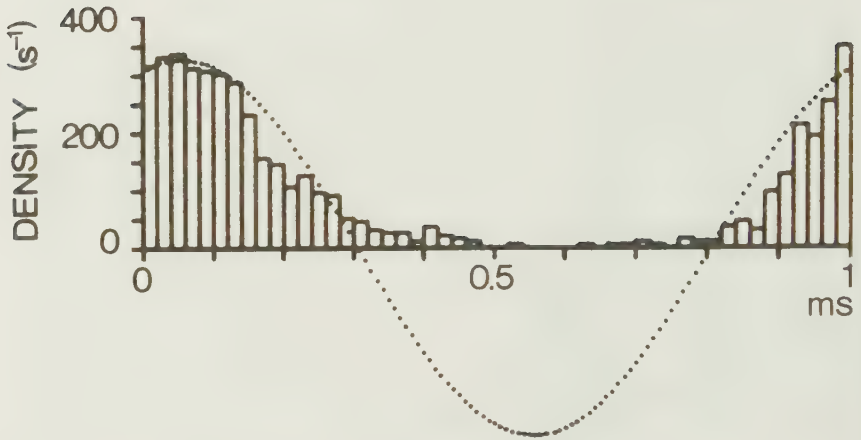


Abb. 20: Periodenhistogramm mit überlagerter, an die Histogrammform angepasster Sinuskurve. Akustischer Reiz: Ton von 1000 Hz.
(nach ROSE et al., 1974)

Für Reizfrequenzen oberhalb von etwa 5000 Hz ist in der Regel keine Phasenabhängigkeit der Entladungswahrscheinlichkeit mehr feststellbar, wie Abb. 21 verdeutlicht (ROSE et al., 1967). In dieser Abbildung sind 5 Periodenhistogramme einer Hörnervenfaser mit einer charakteristischen Frequenz von 4000 Hz dargestellt. Als akustischer Reiz dienten Töne zwischen 1000 und 5000 Hz. Man sieht, daß bei 1000 Hz fast alle Entladungen auf eine Halbperiode konzentriert sind (maximale Synchronisation). Mit wachsender Frequenz nimmt die Synchronisation ab, bis bei 4000 und 5000 Hz die Entladungen fast gleichmäßig über die gesamte Periodendauer verteilt sind. Für Reizfrequenzen oberhalb von 5000 Hz ist das Periodenhistogramm also in der Regel ohne jeden Informationswert.

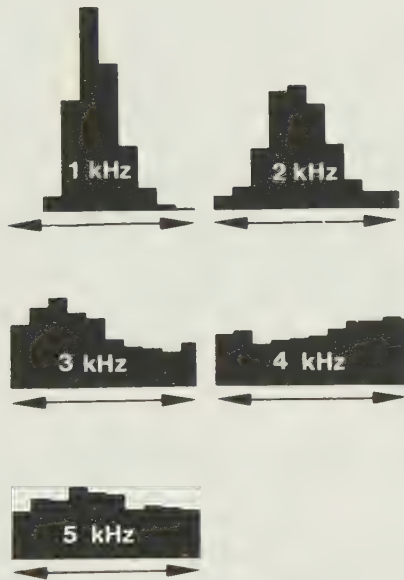


Abb. 21: Periodenhistogramme für Tonreize zwischen 1 und 5 kHz (CF der Hörnervenfaser: 4 kHz). Die Synchronisation der Entladungswahrscheinlichkeit einer Hörnervenfaser mit der Phase des dargebotenen Tonreizes geht verloren, wenn die Frequenz des Tones 4-5 kHz überschreitet.
(nach ROSE et al., 1967 (fig. 4))

2.2.3 Bursts

Um zu untersuchen, wie sich zeitliche Änderungen des akustischen Reizes auf das Entladungsverhalten von Hörnervenfaser auswirken, sind als Reiz amplitudenmodulierte Sinusschwingungen besonders gut geeignet, zu denen als einfacher Spezialfall auch die sogenannten *Tonbursts* gehören. Unter einem Tonburst versteht man ein sinusförmiges Signal, dessen Amplitude innerhalb einer kurzen Anstiegszeit T_r von Null auf einen festen Wert anwächst, dann für eine Dauer T_d konstant bleibt und schließlich innerhalb einer kurzen Abstiegszeit T_f wieder auf Null zurückgeht (siehe Abb. 22). Die in dem Tonburst enthaltene Sinusschwingung wird als Träger-signal bezeichnet. Zur Auswertung der Entladungsfolge einer Hörnervenfaser

STONE BURST

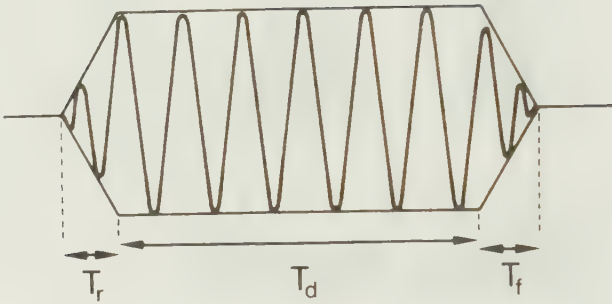


Abb. 22: Schematische Darstellung eines Tonbursts.

bietet sich wie im vorhergehenden Abschnitt wiederum die Berechnung eines Periodenhistogrammes an, wobei als Periode nun natürlich die Zeitdauer T zwischen zwei Darbietungen des Tonbursts zugrundegelegt wird und nicht die Periodendauer des Trägersignals. Den Ursprung für die Zeitachse des Periodenhistogramms wählt man nun sinnvollerweise so, daß er mit dem Beginn einer Tonburstdarbietung zusammenfällt. Ein solches Periodenhistogramm bezeichnet man als *PST-Histogramm* (poststimulus time histogram).¹¹

¹¹ In der Literatur findet der Begriff Periodenhistogramm im allgemeinen nur in solchen Fällen Verwendung, wo ununterbrochen ein periodischer akustischer Reiz besteht (z.B. eine harmonische Schwingung). Der Begriff PST-Histogramm wird dagegen in solchen Fällen bevorzugt, wo der akustische Reiz aus einer periodischen Aufeinanderfolge zeitlich engumschriebener Elementarreize (z.B. Clicks, Tonbursts) besteht, wobei die Pause zwischen den Elementarreizen in der Regel wesentlich größer als die Dauer eines Elementarreizes ist. Meistens beschränkt man sich bei der Berechnung eines PST-Histogramms auf einen Teil der Reizperiode, der in der Regel etwas mehr als die Dauer des Elementarreizes umfaßt. In der deutschsprachigen Literatur wird anstatt PST-Histogramm auch der Begriff Reizfolgehistogramm benutzt (z.B. KEIDEL, 1975).

Das PST-Histogramm in Abb. 23 beschreibt das Entladungsverhalten einer Hörnervenfaser bei Reizung mit einem Tonburst von 50 ms Dauer, dessen Trägerfrequenz der charakteristischen Frequenz der Nervenfasers (1,45 kHz) entspricht. Die Spontanentladungsrate beträgt lediglich 6,25/s, ist also hier zu vernachlässigen gegenüber der wesentlich höheren Entladungsrate unter Reizeinwirkung. Das Histogramm macht deutlich, wie die Hörnervenfaser nach einer gewissen Latenz mit einer plötzlich einsetzenden hohen Entladungsaktivität auf den akustischen Reiz reagiert. Während der akustische Reiz konstant fortbesteht, geht die Entladungsaktivität langsam zurück. Das Ende des Tonbursts macht sich im Histogramm, ebenfalls mit einer gewissen Latenz, als ein plötzlicher Abfall der Entladungsrate auf nahezu Null bemerkbar.

Die Klassenbreite in Abb. 23 (A) beträgt 1 ms und ist damit viel zu groß, um eine Synchronisation der Entladungsrate mit dem Trägersignal des Tonbursts (Periodenlänge 0,69 ms) sichtbar werden zu lassen. Aus diesem Grunde wurde der Anfangsteil des Histogrammes in Abb. 23 (B) mit einer Klassenbreite von 0,1 ms dargestellt. Deutlich erkennt man nun die Feinstruktur des PST-Histogrammes: Einzelne Peaks im Abstand der Periodenlänge des Trägersignals.

Wenn die Frequenz eines Sinusreizes 5 kHz überschreitet, ist - wie oben dargelegt wurde - in der Regel keine Synchronisation der Hörnervenfaserentladungen mit dem Sinusreiz mehr nachweisbar. Es ist daher zu erwarten, daß sich das Entladungsverhalten einer Hörnervenfaser mit einer Bestfrequenz von mehr als 5 kHz qualitativ nicht ändert, wenn ein sinusförmiges Trägersignal ersetzt wird durch ein Rauschen. Statt eines Tonbursts erhält man auf diese Weise einen *Geräuschburst*. Tatsächlich fanden KIANG und Mitarbeiter (1965) keinen wesentlichen qualitativen Unterschied im Entladungsverhalten einer Hörnervenfaser bei Reizung mit Ton- und Geräuschbursts.

Abbildung 24 zeigt, wie sich die Form des PST-Histogramms ändert, wenn die Intensität eines Geräuschbursts schrittweise um 10 dB erhöht wird. Zum Vergleich wurde auch das für die Spontanaktivität der Nervenfasers erhaltene PST-Histogramm hinzugefügt. Bedingt durch die wesentlich höhere spontane Entladungsrate ($85,5s^{-1}$) ergeben sich gegenüber dem vorigen Bei-

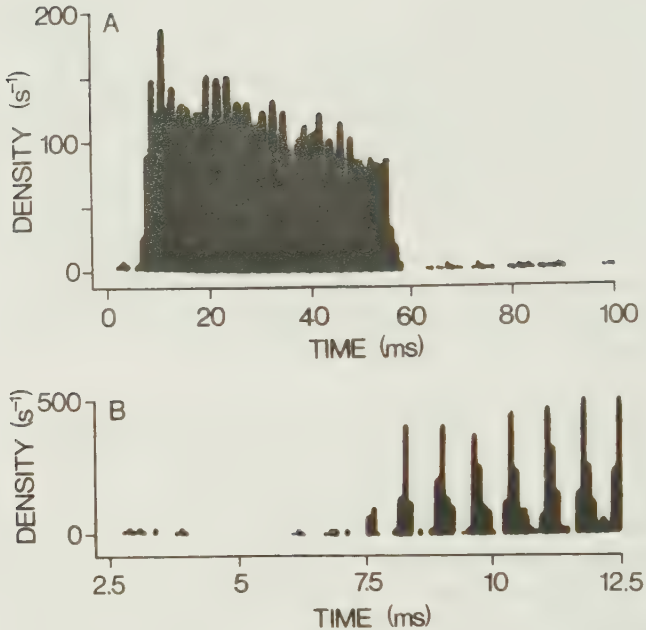


Abb. 23: (A) PST-Histogramm, berechnet aus der Entladungsaktivität einer Hörnervenfaser in Antwort auf einen Tonburst mit einer Trägerfrequenz von 1,45 kHz (CF). Die Klassenbreite des Histogramms beträgt 1 ms.

(B) Wie Abb. (A), jedoch Klassenbreite 0,1 ms.

(nach GRAY, 1966 (fig. 43, Burstdauer 50 ms))

spiel noch einige zusätzliche Formmerkmale. Die wesentlichen Formmerkmale der in Abb. 24 gezeigten PST-Histogramme sind in dem in Abb. 25 dargestellten Schema wiederzufinden. Die Wahrscheinlichkeitsdichte für eine Entladung, die zum Zeitpunkt des Reizbeginns den Wert p_0 hat, bleibt nach Reizbeginn noch für eine Weile konstant (Phase 1: Latenzzeit). Zum Zeitpunkt t_0 beginnt dann die Antwort der Nervenfasers auf den akustischen Reiz: Die Entladungsdichte steigt nahezu sprunghaft bis zu einem Maximum $p_{\max}$ an und fällt dann sofort wieder ab (Phase 2: "high-rate transient" nach HARRIS und DALLOS (1979)). Der rasche Abfall der Entladungsdichte wird bald ge-

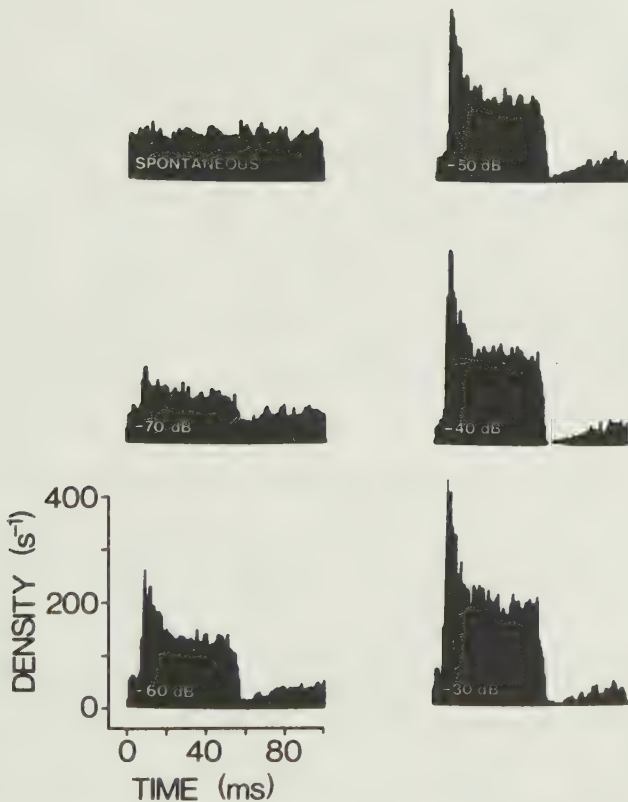


Abb. 24: Formänderungen im PST-Histogramm mit zunehmender Intensität eines dargebotenen Geräuschbursts (Wiederholungsrate 10/s). CF 4,49 kHz; Spontanentladungsrate 85,5/s.
(nach KIANG et al., 1965 (fig. 6.3))

bremst und nimmt einen langsameren Verlauf an; schließlich (Phase 3) geht die Entladungsdichte asymptotisch gegen einen Grenzwert, die Gleichgewichtsrate p_{ss} ("steady state rate"). Nach Ende des Reizes verstreicht wiederum eine gewisse Latenzzeit, bis ein sprunghafter Rückgang der Entladungsdichte eintritt. In der nun folgenden Zeit bis zum Beginn der nächsten Reizdarbietung kehrt die Entladungsdichte langsam auf den Ausgangswert p_0 zurück (Phase 4: Erholungszeit).

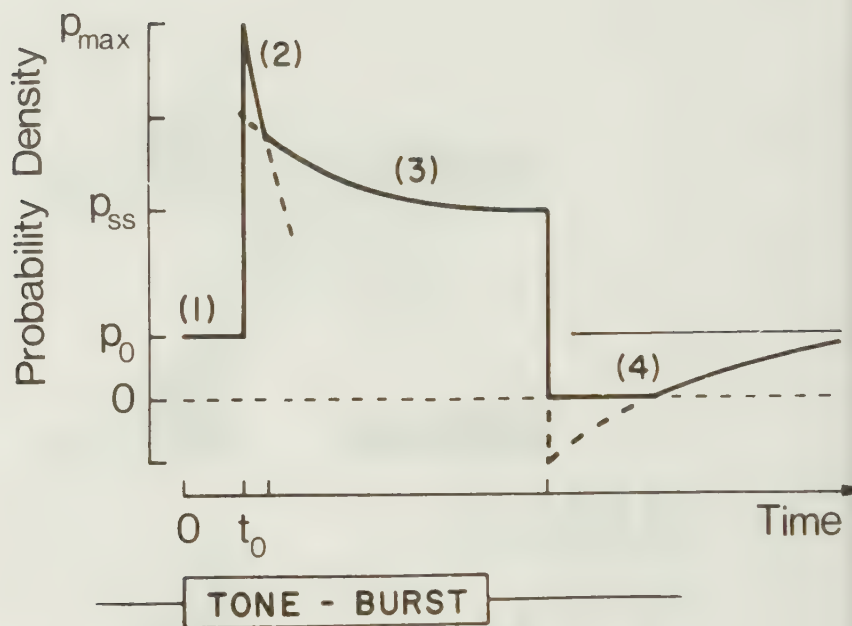


Abb. 25: Schematische Darstellung der Antwort einer Hörnervenfaser auf einen Burstreiz ("PST-Histogramm").
(nach HARRIS und DALLOS, 1979 (fig. 18 A))

Die Entladungsdichte p_0 zu Beginn der Reizdarbietung ist nur dann mit der spontanen Entladungsrate identisch, wenn der Abstand zwischen zwei Reizdarbietungen ausreichend groß ist. In Abb. 24 unterscheidet sich p_0 schon bei der kleinsten dort berücksichtigten Reizintensität (-70 dB) deutlich von der spontanen Entladungsrate. Dies ist ein Hinweis darauf, daß in diesem Falle der Einfluß früherer Reizdarbietungen auf das Entladungsverhalten zu Beginn einer erneuten Reizdarbietung noch nicht abgeklungen ist; der Abstand zwischen zwei Reizdarbietungen ist also so klein, daß sich die Wirkungen aufeinanderfolgender Reizdarbietungen überlappen. In Anbetracht dessen erscheint die Begriffswahl "poststimulus time histogram" gefährlich, da diese Begriffswahl leicht vergessen läßt, daß man es mit einer periodischen Reizdarbietung zu tun hat.

Während die Entladungsdichte p_0 mit wachsender Reizintensität kleiner wird, nimmt sowohl die Höhe $p_{\max}$ des "high-rate transient" zu Beginn der Nervenfaserverantwort als auch die Höhe der Gleichgewichtsrates p_{ss} mit wachsender Reizintensität zu. Auch die Reduktion der Entladungsdichte am Ende der Nervenfaserverantwort unter das p_0 -Niveau tritt mit wachsender Reizintensität deutlicher in Erscheinung: bei höheren Reizintensitäten kann die Entladungsdichte bis auf nahezu Null reduziert werden (siehe die Histogramme für -40 und -30 dB in Abb. 24). Selbstverständlich kann die Entladungsdichte bei noch höheren Reizintensitäten nicht negativ werden. Denkbar wäre es allerdings, daß die Entladungsdichte durch eine Zustandsvariable gesteuert wird, die auch negative Werte annehmen kann, wobei negative Werte der Zustandsvariablen bedeuten, daß die Entladungsdichte den Wert Null hat. Dieser von HARRIS und DALLOS (1979) vorgeschlagene Mechanismus ist in Abb. 25 gestrichelt gezeichnet.

Das während der Phase 3 zu beobachtende Phänomen, daß sich die Entladungsdichte asymptotisch einer Gleichgewichtsrates nähert, bezeichnet man nach HARRIS und DALLOS (1979) als *Kurzzeitadaptation* (short-term adaptation). Unter "Kurzzeit" ist in diesem Fall ein Zeitraum bis zu einigen Hundert Millisekunden zu verstehen. Betrachtet man wesentlich längere Zeiträume, so stellt man fest, daß strenggenommen gar nicht von einer Gleichgewichtsrates gesprochen werden kann. KIANG und Mitarbeiter benutzten einen 13 Minuten langen Tonburst als Reiz und bestimmten in jeweils eine Sekunde langen Intervallen die mittlere Entladungsrate. Das Ergebnis ist in Abb. 26 dargestellt. Trotz der beträchtlichen Streuung der einzelnen Meßpunkte ist in den Daten ein deutlicher Trend zu erkennen: Abnahme der mittleren Entladungsrate mit zunehmender Dauer des Tonbursts. Diese Abnahme der mittleren Entladungsrate bezeichnet man als *Langzeitadaptation* (long-term adaptation). Nach Absetzen des Tonbursts kehrt die mittlere Entladungsrate relativ schnell auf das Niveau der Spontanaktivität zurück. Im großen und ganzen hat Abb. 26 durchaus Ähnlichkeit mit den PST-Histogrammen der Abb. 24, der Zeitmaßstab ist jedoch ein völlig anderer.

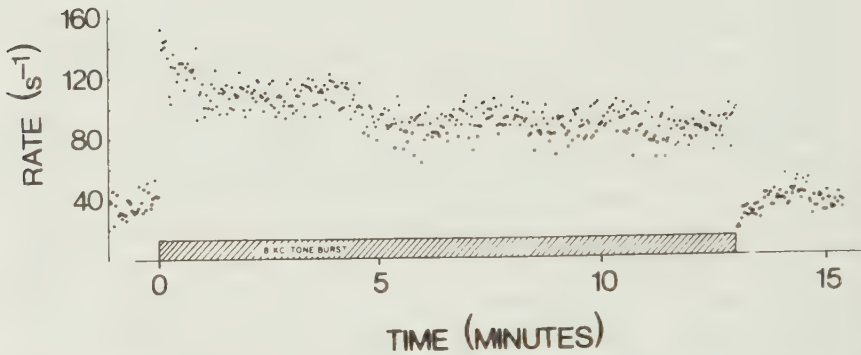


Abb. 26: Änderung der mittleren Entladungsrate einer Hörnervenfaser mit der Dauer einer Burstdarbietung (Langzeitadaptation).
(nach KIANG et al., 1965 (fig. 6.6))

Die Antwort einer Hörnervenfaser auf einen Burstreiz hängt nicht nur von der Wiederholungsrate, der Intensität und der Dauer des Bursts ab, sondern in erheblichem Maße auch von der Anstiegszeit T_r . Dies geht klar aus Untersuchungen von SMITH und BRACHMANN hervor (Abb. 27): Den PST-Histogrammen A und B liegt ein Geräuschburst mit einer Anstiegszeit von nominal (d.h. bei Betrachtung des am Schallgeber anliegenden elektrischen Signals) nur 10 μ s zugrunde, während den PST-Histogrammen C und D eine Anstiegszeit von 25 ms zugrunde liegt. Man beachte, daß sich im ersten Falle eine Zunahme der Reizintensität um 30 dB kaum auf das PST-Histogramm auswirkt. Im zweiten Falle ist dagegen eine erhebliche Formänderung zu verzeichnen: Das Entladungsmaximum wird mit wachsender Reizintensität nach links verlagert und tritt wesentlich deutlicher hervor.

Die geringen Formunterschiede in den Histogrammen A und B könnten zu dem Schluß verleiten, daß hier für die gesamte Antwort der Hörnervenfaser eine Sättigung vorliegt. Diese Sicht ist jedoch etwas zu einfach. In Abb. 27 (E) und (F) sind die Anfangsteile der PST-Histogramme A und B mit einer 8 mal kleineren Klassenbreite (0,160 ms) dargestellt. Die in diesem feineren Zeitraster zum Vorschein kommenden Ergebnisse verblüffen auf den ersten Blick. Zum einen ist die maximale Entladungsrate $p_{\max}$ im Histogramm F etwa doppelt so groß wie im Histogramm E; man kann hier also nicht von

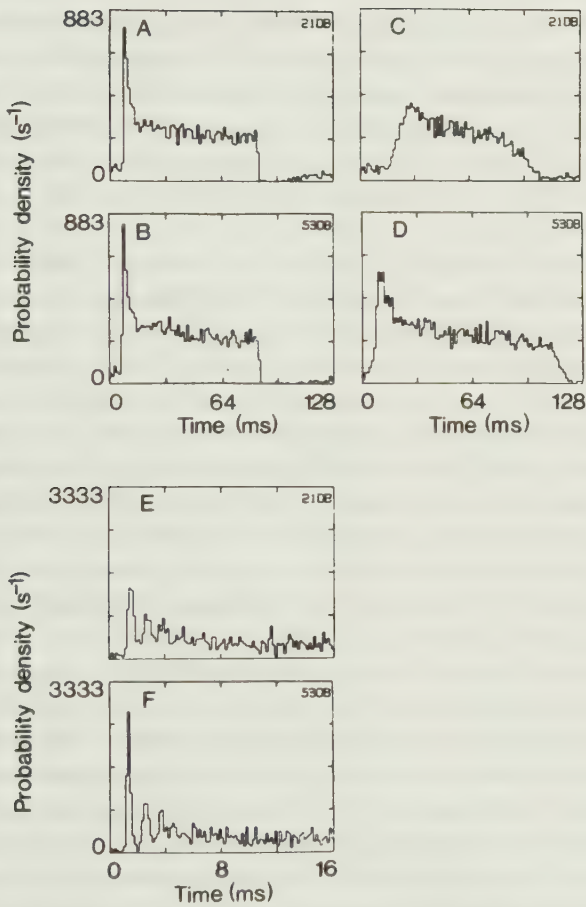


Abb. 27: Antwort einer Hörnervenfaser (CF 10,4 kHz) auf einen Geräuschburst (PST-Histogramm).

(A-B) Anstiegszeit des Bursts nominal 0,01 ms, Intensität 21 bzw. 53 dB, Klassenbreite des Histogramms 1,28 ms.

(C-D) Wie A-B, jedoch Anstiegszeit des Bursts 25 ms.

(E-F) wie A-B, jedoch Klassenbreite des Histogramms 0,16 ms.

(nach SMITH und BRACHMANN, 1980 (fig. 1))

Sättigung sprechen, wie die Histogramme A und B suggerieren. Zum anderen folgt auf den initialen, steilen Anstieg des Histogrammes bis zur maximalen Entladungsrate nicht etwa ein (von zufälligen Schwankungen abgesehen) monotoner Abfall wie in den Histogrammen A und B, vielmehr gleicht der weitere Verlauf der Histogramme einer gedämpften Schwingung mit mindestens drei klar abgrenzbaren Peaks im Abstand von etwa 7 Klassenbreiten entsprechend 1,12 ms. Solche Oszillationen im PST-Histogramm wurden auch von ÜZDAMAR und DALLOS (1978) sowie YATES und ROBERTSON (1980) gefunden.

Die "Oszillationen" in dem gerade besprochenen Beispiel dürfen nicht verwechselt werden mit der Feinstruktur eines PST-Histogramms, wie man es bei Reizung mit niederfrequenten Tonbursts erhält (Abb. 23 (B)). Da in Abb. 27 die charakteristische Frequenz der Nervenfasern bei 10,4 kHz lag und außerdem ja kein Tonburst, sondern ein Geräuschburst als Reiz benutzt wurde, können die äquidistanten Peaks in diesem Falle nicht durch eine Synchronisation der Entladungen mit dem Trägersignal des Bursts erklärt werden. Die Ursache dieser Peaks ist vielmehr in den Refraktäreigenschaften der Nervenfasern zu suchen. Über den Einfluß von Refraktäreigenschaften auf das Entladungsverhalten von Nervenfasern wird im weiteren Verlauf dieser Arbeit noch ausführlich gesprochen. Zur Einführung soll jedoch schon an dieser Stelle erklärt werden, warum in dem Histogramm der Abb. 27 (F) auf den ersten Peak ein tiefes Tal folgen muß. Berechnet man in diesem Histogramm die Fläche des ersten Peaks, so erhält man, wenn man nur die fünf Klassen mit der höchsten Entladungsdichte berücksichtigt, einen Wert von etwa 0,94. In 100 Experimenten findet also in 94 Fällen während dieser fünf Klassen eine Entladung statt. Da, wenn eine Entladung stattgefunden hat, die nächste Entladung wegen der absoluten Refraktärzeit frühestens fünf Klassen (0,8 ms: siehe Abschnitt 4.8) später erfolgen kann, muß im Anschluß an die Phase hoher Entladungsaktivität eine Phase mit sehr geringer Entladungsaktivität folgen.

2.2.4 Clicks

In den bisher behandelten Reizsituationen (Dauertöne, Bursts) konnten Einflüsse von Mittelohr und Basilarmembran auf die Form der Hörnervenfaserantwort weitgehend vernachlässigt werden. Benutzt man Dauertöne als Reiz, so liegt ein eingeschwungener Zustand vor; Eigenschaften von Mittelohr und Basilarmembran bestimmen zwar Amplitude und Phasenlage des Eingangssignals für diejenigen Strukturen in Haarzelle und Hörnervenfaser, die letztlich für das Zustandekommen der Nervenfasерentladungen verantwortlich sind, lassen aber die Form des Signals (eine Sinusschwingung) weitgehend unverändert. Im Falle eines Bursts finden zwar Einschwingungsvorgänge statt, diese spielen jedoch bei dem üblicherweise groben Zeitraster der PST-Histogramme keine große Rolle, insbesondere dann, wenn die charakteristische Frequenz der Nervenfaser oberhalb von etwa 5 kHz liegt. Völlig anders liegen dagegen die Verhältnisse bei Reizung mit Clicks (siehe Fußnote 1, Seite 1). In diesem Falle erstreckt sich die Antwort der Hörnervenfaser nur über wenige Millisekunden, entsprechend klein wird auch die Klassenbreite des PST-Histogramms gewählt, das nun in starkem Maße von der gemeinsamen Impulsantwort von Mittelohr und Basilarmembran geprägt ist.

Abbildung 28 zeigt für ein großes Spektrum von charakteristischen Frequenzen repräsentative Beispiele von PST-Histogrammen, wie sie von Kiang und Mitarbeitern (1965) bei Reizung mit Clicks erhalten wurden. Für charakteristische Frequenzen unterhalb von etwa 4 kHz wechseln sich in den PST-Histogrammen Phasen mit hoher Entladungsdichte (Peaks) und Phasen mit sehr niedriger Entladungsdichte in regelmäßigen Abständen ab. Der Abstand zwischen zwei aufeinanderfolgenden Peaks entspricht dem Kehrwert der charakteristischen Frequenz der betreffenden Faser. Oberhalb von 4 kHz verschmelzen die Peaks zu einer eingipfligen, manchmal auch zweigipfligen Verteilung. Hier ergeben sich deutliche Parallelen zu der fehlenden Synchronisation der Nervenfasерentladungen bei Dauertonreizung mit Frequenzen oberhalb von 5 kHz (Abb. 21).

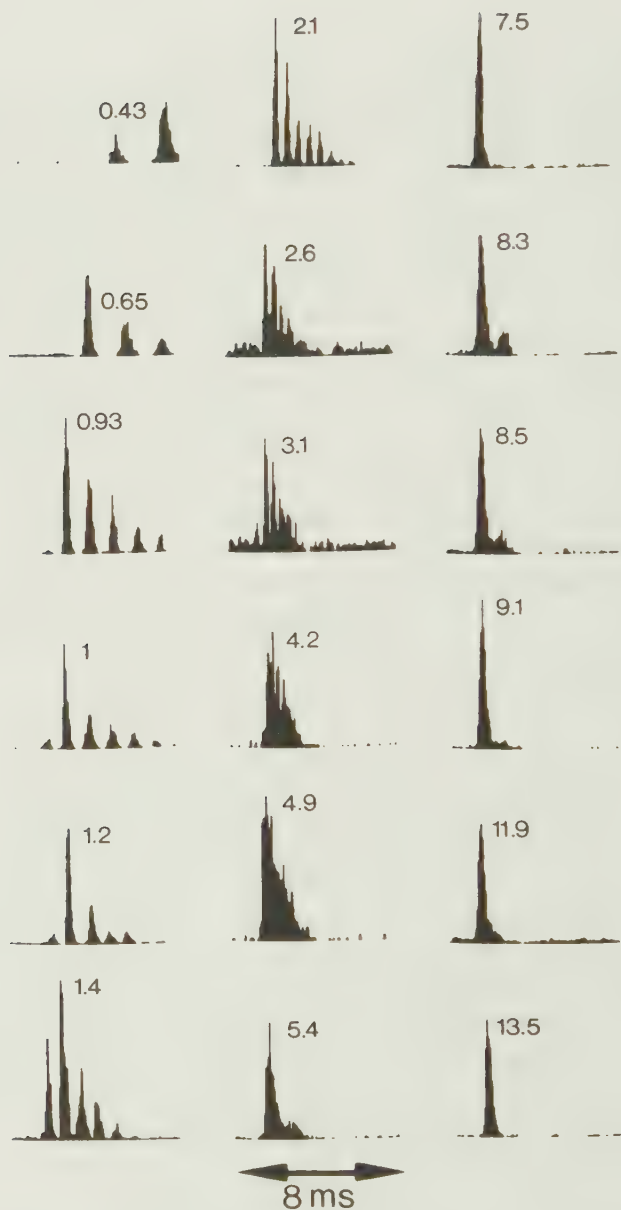


Abb. 28: Antwort von Hörmervenfasern auf akustische Clickreize (PST-Histogramme). Die angegebenen Zahlen bezeichnen die charakteristische Frequenz (CF) in kHz der Hörmervenfasern. (nach KIANG et al., 1965 (fig. 4.2))

Vergleicht man die PST-Histogramme der Abb. 28 mit der Impulsantwort, die ROBLES et al. (1976) für einen Ort auf der Basilarmembran erhalten haben (Abb. 4), so zeigt sich eine große Ähnlichkeit. Bei qualitativer Betrachtung und in erster Näherung könnten die PST-Histogramme durchaus durch Gleichrichtung entsprechender Impulsantworten zustande gekommen sein. Ein derartiger *Gleichrichtungseffekt* wurde bereits im Zusammenhang mit der Dauertonreizung in Abschnitt 2.2.2 diskutiert. Die Feinheiten dieses Effekts kommen besonders gut in dem PST-Histogramm der Abb. 29 heraus, das zeigt, wie eine Hörnervenfaser mit hoher Spontanaktivität auf einen Clickreiz antwortet. Man erkennt, daß die Entladungsdichte schon vor dem ersten Peak merklich unter das Niveau der Spontanaktivität gesenkt wird. Da in diesem Falle Refraktäreigenschaften als Ursache für die erniedrigte Entladungsrate ausgeschlossen werden können, liegt hier ein weiteres Indiz dafür vor, daß eine Auslenkung der Basilarmembran in die eine Richtung die Entladungsdichte erhöht, während eine Auslenkung in die andere Richtung die Entladungsdichte erniedrigt (KIANG et al., 1965).

Außerst interessant sind die in Abb. 30 gezeigten Formänderungen, die ein PST-Histogramm eingeht, wenn die Intensität eines Click-Reizes erhöht wird. Zunächst betrachte man die ersten beiden Peaks in dem Histogramm für -70 dB. Bei dieser Reizintensität ist der erste Peak nur unwesentlich höher als der zweite. Wenn man diese beiden Peaks nun in den Histogrammen für -60 und -50 dB weiterverfolgt, so sieht man, daß der erste Peak verglichen mit dem zweiten überproportional anwächst. Darüber hinaus erkennt man nun vor dem ersten Peak einen weiteren, "nullten" Peak, der mit weiter zunehmender Intensität rapide an Höhe zunimmt und schließlich bei -30 dB den ersten Peak überflügelt. Bei einer noch höheren Reizintensität (-20 dB) bleiben die Größenverhältnisse der einzelnen Peaks mehr oder weniger unverändert, während die Entladungsaktivität insgesamt zurückgeht. Eine ausreichende Erklärung für die Formänderungen mit zunehmender Intensität ist bisher noch nicht gefunden. Einen Hinweis geben jedoch Untersuchungsergebnisse von GRAY (1966, 1967), der erstmals bedingte Entladungswahrscheinlichkeiten von Hörnervenfäsern berechnete. Bevor näher auf diese Ergebnisse eingegangen werden kann, müssen zunächst die wichtigsten Grundlagen der bedingten Wahrscheinlichkeitsanalyse dargelegt werden.

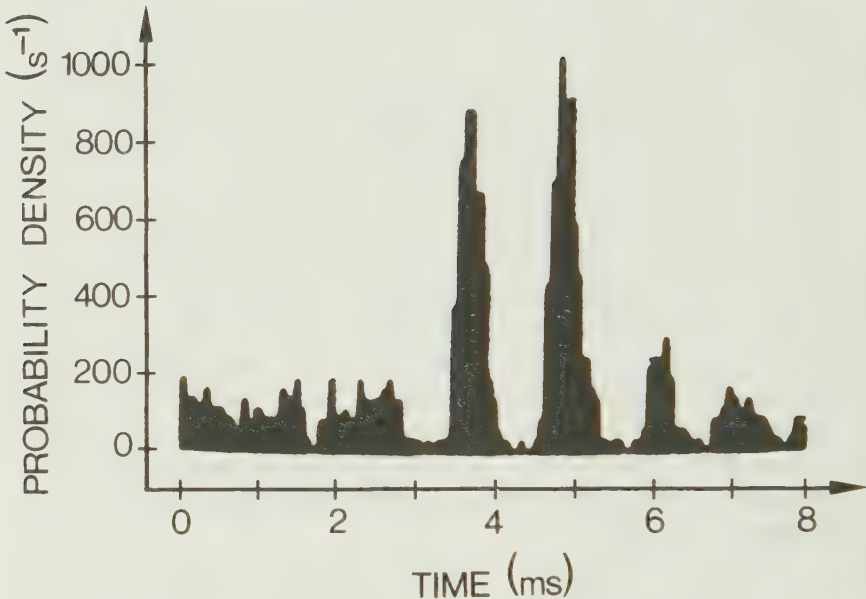


Abb. 29: Antwort einer Hörnervenfaser mit hoher Spontanentladungsrate auf einen akustischen Clickreiz (PST-Histogramm).
(nach KIANG et al., 1965 (fig. 5.3, 82 dB))

Unter einer *bedingten Entladungswahrscheinlichkeit* $P(B|A)$ versteht man die Wahrscheinlichkeit, daß innerhalb eines vorgegebenen Intervalls B eine Entladung stattfindet unter der Bedingung, daß die vorangegangene Entladung innerhalb eines vorgegebenen "*Bedingungsintervalls*" A stattgefunden hat. Angenommen, es findet in einer Serie von Experimenten in ν Fällen eine Entladung innerhalb des Intervalls A statt, und in μ von diesen ν Fällen findet die darauffolgende Entladung innerhalb des Intervalls B statt, dann erhält man für die bedingte Entladungswahrscheinlichkeit $P(B|A)$ den Schätzwert μ/ν . Häufig ist es günstiger, die zugehörige bedingte *Wahrscheinlichkeitsdichte* $p(B|A)$ zu betrachten, die man erhält, indem man $P(B|A)$ durch die Länge des Intervalls B dividiert.

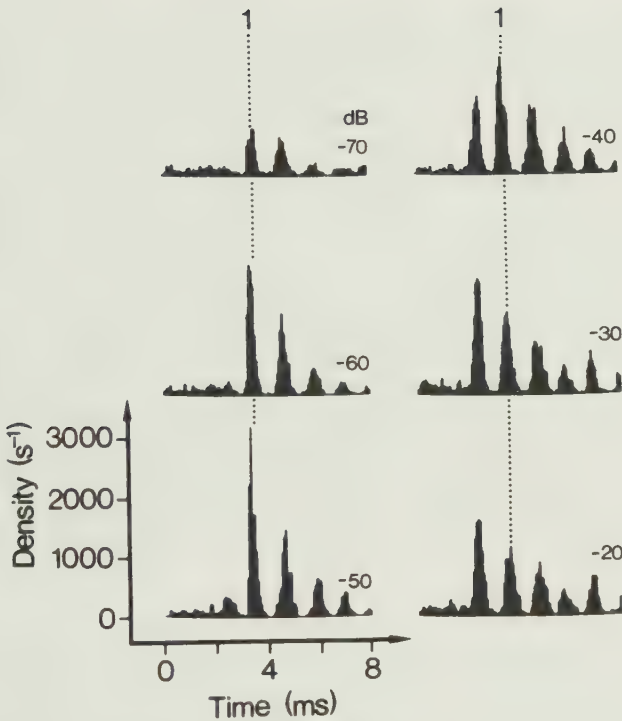


Abb. 30: Antwort einer Hörnervenfaser (CF 0,65 kHz) auf einen akustischen Clickreiz (PST-Histogramm), dargestellt für mehrere Reizintensitäten.

(nach XIANG et al., 1965 (fig. 5.1))

Um sich ein möglichst umfassendes Bild vom Entladungsverhalten einer Nerven-faser zu verschaffen, kann man - zumindest in einem Gedankenexperiment - die Matrix der bedingten Entladungswahrscheinlichkeitsdichten $\hat{p}_{j,k} = p(I_j | I_{j-k})$ berechnen ($j \geq 1, k \geq 1$), wobei das Intervall I_j die Intervallgrenzen $(j-1)\Delta t$ und $j\Delta t$ haben soll. Zum besseren Verständnis dieser Matrix be-trachte man zunächst noch einmal das Entladungsverhalten einer Hörnervenfaser im Zustand der Spontanaktivität oder bei Stimulation mit hochfre-quenten Dauertönen. In diesen Fällen ist - wie oben dargelegt wurde - im PST-Histogramm keine Zeitabhängigkeit der Entladungsdichte nachweis-bar, und das Entladungsverhalten ist vollständig durch das Intervall-

histogramm oder das dazu äquivalente PDT-Histogramm bestimmt. Für die Matrix der bedingten Entladungswahrscheinlichkeitsdichten bedeutet dies, daß keine Abhängigkeit vom Index j besteht, alle Zeilen der Matrix sind also identisch. Die Werte $\hat{p}_{j,k} = \hat{p}_k$ geben also die Wahrscheinlichkeitsdichte dafür an, daß - angenommen die letzte Entladung liegt $k\Delta t$ Zeiteinheiten zurück - nun unmittelbar folgend eine weitere Entladung stattfindet; die bedingten Wahrscheinlichkeitsdichten $\hat{p}_k$ sind in diesem Falle also identisch mit den im Abschnitt 2.2.1 definierten Werten $\hat{\phi}_k$ des PDT-Histogramms. Den allgemeinen Fall kann man sich nun bildlich so vorstellen, als ob das PDT-Histogramm von der Zeit seit der letzten Reizdarbietung abhängt. Damit sind nun Aspekte eines PST-Histogrammes (Änderung der Entladungsdichte in Abhängigkeit von der Zeit seit Reizbeginn) mit denen eines PDT-Histogramms (Abhängigkeit der Entladungsdichte von der Zeit seit der letzten Entladung) miteinander vereint. Wie in Abschnitt 2.2.1 zur besseren Charakterisierung der Entladungseigenschaften einer Nervenfaser von der mittleren Entladungsrate zum PDT-Histogramm übergegangen wurde, so wird nun vom PST-Histogramm zur Matrix der bedingten Wahrscheinlichkeitsdichten übergegangen.

Leider sind in der Praxis die für die Auswertung zur Verfügung stehenden Entladungsfolgen so kurz, daß immer nur eine sehr begrenzte Anzahl von Wahrscheinlichkeitsdichten $\hat{p}_{j,k}$ mit einer zufriedenstellenden Genauigkeit bestimmt werden kann (eine Ausnahme bildet natürlich der gerade besprochene Fall, wo die Entladungseigenschaften vollständig durch ein PDT-Histogramm beschrieben werden). Aus diesem Grunde hat die Matrix der bedingten Wahrscheinlichkeitsdichten, obwohl sie eigentlich das ideale Instrument zur Beschreibung des Entladungsverhaltens einer Nervenfaser ist, bislang für die Analyse einer Entladungsfolge keine Bedeutung erlangt. Dagegen erweist sich diese Matrix als geeignete Basis für die Entwicklung von Modellen, wie in Kapitel 6 weiter ausgeführt wird.

Weitere Instrumente der bedingten Wahrscheinlichkeitsanalyse sind die ebenfalls von GRAY (1966, 1967) eingeführten bedingten PST-Histogramme, die hier zur einfachen sprachlichen Abgrenzung von den üblichen PST-Histogrammen kurz *bedingte Histogramme* (conditional probability histograms) genannt werden sollen. Die bedingten Histogramme enthalten Schätzwerte für die bedingten Wahrscheinlichkeitsdichten $p(I_j|A)$, wobei das Intervall I_j

wie oben die Intervallgrenzen $(j-1)\Delta t$ und $j\Delta t$ haben soll. Ein bedingtes Histogramm unterscheidet sich anschaulich von einem PST-Histogramm durch den Umstand, daß zur Histogrammberechnung nicht alle Entladungen einer Entladungsfolge herangezogen wurden, sondern nur diejenigen, deren Vorgänger in dem Bedingungsintervall A lag. Der wichtigste Spezialfall dieser bedingten Histogramme ist das sogenannte *RP-Histogramm* (recovered probability histogram); in diesem Falle umfaßt das Bedingungsintervall A nach GRAY den Zeitbereich von $-\infty$ bis etwa -20 ms; eine Entladung wird also nur dann zur Histogrammberechnung herangezogen, wenn die vorhergehende Entladung mindestens 20 ms vor der Reizdarbietung (Nullpunkt des PST-Histogramms) stattgefunden hat. Die Namensgebung des RP-Histogramms ergibt sich daraus, daß die bedingten Wahrscheinlichkeitsdichten betrachtet als Funktion der Zeit seit der letzten Entladung, innerhalb von etwa 20 ms gegen einen Grenzwert gehen, den man sich als die Entladungswahrscheinlichkeitsdichte einer vollständig erholten Nervenfaser vorstellen kann und der daher *recovered probability density* (*RP-Dichte*) genannt wird (GRAY, 1966, 1967).

Nach diesem theoretischen Einschub nun zurück zu den Formänderungen eines PST-Histogramms mit wachsender Intensität eines Click-Reizes, wie sie in Abb. 30 zu sehen sind. Abbildung 31 zeigt für drei verschiedene Reizintensitäten neben den üblichen PST-Histogrammen (dünne durchgezogene Linie) auch das zugehörige RP-Histogramm (gestrichelt gezeichnet) und ein weiteres bedingtes Histogramm, bei dem das Bedingungsintervall der Zeitdauer des ersten Peaks im PST-Histogramm entspricht (im folgenden als *P1-Histogramm* bezeichnet; fett gezeichnet). Betrachtet man zunächst das PST-Histogramm, so erkennt man bei wachsender Reizintensität - wie schon in Abb. 30 - eine im Vergleich zu den späteren Peaks überproportionale Zunahme des ersten Peaks, der bei -50 dB schließlich den zweiten Peak an Höhe überflügelt hat. Zwar nimmt auch im RP-Histogramm der erste Peak bei wachsender Reizintensität schneller zu als die folgenden Peaks, er bleibt aber kleiner als der zweite Peak. Ein zweiter wichtiger Unterschied besteht darin, daß im RP-Histogramm bei allen Reizintensitäten wenigstens fünf äquidistante Peaks klar zu unterscheiden sind, während es im PST-Histogramm bei höheren Reizintensitäten (-55 und -50 dB) nur zwei sind. Das PST-Histogramm neigt also mit wachsender Reizintensität ungleich stärker zu einer Formänderung als das RP-Histogramm. Die Intensitätsab-

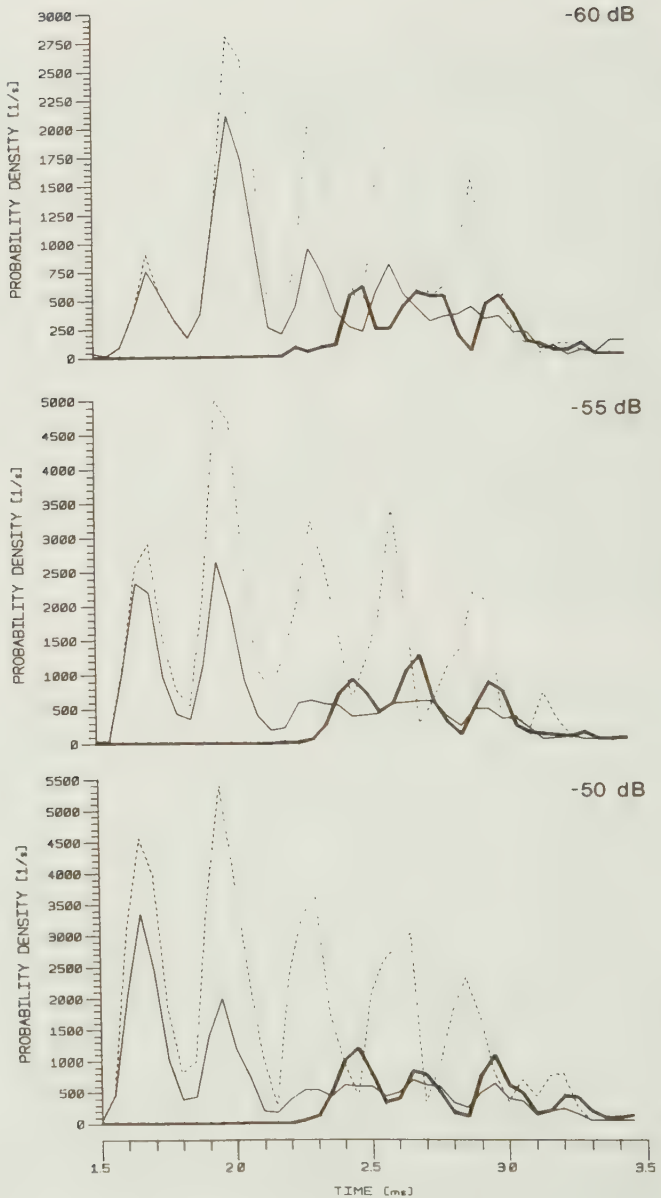


Abb. 31: Antwort einer Hörnervenfaser (CF 3,27 kHz) auf einen akustischen Clickreiz, dargestellt für drei verschiedene Reizintensitäten. Die dünn gezeichnete Kurve zeigt das übliche PST-Histogramm, die gestrichelt gezeichnete Kurve das zugehörige RP-Histogramm und die dick gezeichnete Kurve das zugehörige P1-Histogramm (siehe Text).

(Daten übernommen aus GRAY, 1966; reproduziert aus LUTVENHÖNER

hängigkeit der Form eines PST-Histogramms ist daher im wesentlichen durch die Erholung der für die Auslösung von Nervenfasерentladungen verantwortlichen Strukturen bedingt.

Vergleicht man bei -50 dB PST- und RP-Histogramm genauer, so fällt auf, daß zu zwei bestimmten Zeiten (2,45 und 2,7 ms), wo das RP-Histogramm ein Minimum hat, das PST-Histogramm ein deutliches Maximum hat. Man könnte zunächst meinen, daß diese sehr verwunderliche Beobachtung auf einem Zufall beruht, also durch Ungenauigkeiten in der Bestimmung der PST-Histogramme bedingt ist. Dies ist jedoch keineswegs der Fall. Betrachtet man das zugehörige P1-Histogramm, so sieht man nämlich, daß es etwa 0,8, 1,05 und 1,3 ms nach dem ersten Peak des PST-Histogramms eine deutlich erhöhte Entladungswahrscheinlichkeitsdichte gibt, die offensichtlich nicht von der jeweils aktuellen RP-Dichte abhängt. Entladungen dieser Art werden nach GRAY, der sie 1966 erstmals beobachtet hat, als *Zweitentladungen* (second discharges) bezeichnet. Diese Zweitentladungen fallen hier zufällig gerade mit den Minima des RP-Histogramms bei 2,45 und 2,7 ms zusammen und rufen so an diesen Stellen eine geringfügige Erhebung im PST-Histogramm hervor. Zweitentladungen sind ein sehr häufig anzutreffendes Phänomen, ihre theoretische Begründung steht jedoch noch aus.

3. ANSATZE FÜR EINE MODELLMÄSSIGE BESCHREIBUNG DES ENTLADUNGSVERHALTENS VON HÖRNERVENFASERN

Im vorigen Kapitel wurde nur eine kleine Auswahl aus der Vielzahl der Befunde vorgestellt, die man bis heute zum Entladungsverhalten von Hörnervenfaser erhalten hat. Zahlreiche wichtige Aspekte blieben in dieser einführenden Darstellung unberücksichtigt. Erwähnt seien die Kombinationstöne (z.B. GOLDSTEIN und KIANG, 1968; BUUNEN und RHODE, 1978; KIM et al., 1979, 1980), die Zweitonhemmung (z.B. NOMOTO et al., 1964; HIND et al., 1967, 1970; SACHS und KIANG, 1968; ARTHUR et al., 1971) und die sogenannten "incremental responses" (SMITH und ZWISLOCKI, 1975). Um das Entladungsverhalten einer Hörnervenfaser wirklich zu verstehen, reicht es natürlich nicht aus, die Summe aller Einzelexperimente zu betrachten; vielmehr ist man bestrebt, ein theoretisches Denkgebäude, kurz *Modell* genannt, zu schaffen, mit dem sich die Ergebnisse möglichst aller durchgeführten Experimente befriedigend beschreiben und der Ausfall neuer Experimente erfolgreich vorhersagen läßt.

3.1 Klassifikation von Modellen

Der Begriff *Modell* ist von Wissenschaftlern und Philosophen in zahlreichen unterschiedlichen Bedeutungen verwandt worden; eine Zusammenstellung findet man bei ARIS (1978). In der vorliegenden Arbeit ist mit "Modell" stets ein "mathematisches Modell" gemeint; darunter soll nach ARIS (1978) ein Satz von Gleichungen verstanden werden, der unter bestimmten Umständen und für bestimmte Zwecke einen "Prototypen" adäquat beschreibt. Der Prototyp kann physikalischer, biologischer oder chemischer Natur sein; es kann sich aber auch um eine psychologische, soziologische oder begriffliche Größe, ja sogar um ein anderes mathematisches Modell handeln.

Eine einheitliche Klassifikation von Modellen gibt es nicht. ARIS (1978) nahm eine Einteilung nach mathematischen Gesichtspunkten vor. BIONDI und GRANDORI (1976) schlugen dagegen für Modelle biologischer Systeme eine Einteilung aufgrund des Abstraktionsgrades in die folgenden vier Klassen vor:

1. In einem *anatomisch-physiologischen Modell* sind Struktur und Parameter des Modells auf die anatomischen und physiologischen Gegebenheiten abgestimmt.
2. Ein *funktionelles Modell* stellt eine "black box" dar, die das Eingangs-Ausgangs-Verhalten des biologischen Systems vollständig beschreibt.
3. Ein *abstraktes Modell* entspricht in seinem äußeren Verhalten im Gegensatz zum funktionellen Modell nur bezüglich einiger Teilaspekte dem biologischen System. Fehlende Kenntnisse werden durch abstrakte Annahmen überbrückt.
4. Ein *axiomatisches Modell* (von BIONDI und GRANDORI als "artificial model" bezeichnet) erfüllt - auf welche Weise auch immer - ähnliche Aufgaben wie das betrachtete biologische System. Es basiert mehr auf mathematischen Axiomen als auf der Analyse experimenteller Daten.

Während die drei ersten Modelltypen systemtheoretischer Natur sind, ist der letztgenannte Modelltyp in der Regel informationstheoretischer Natur. In dieser Arbeit spielen nur die ersten drei Modelltypen eine Rolle. Die gewählte Einteilung ist etwas willkürlich, da durchaus Mischformen möglich sind. Eine eindeutige Zuordnung eines Modells zu einer der angeführten Klassen ist daher oftmals nicht möglich.

3.2 Struktur eines Modells der peripheren akustischen Informationsverarbeitung

Hörtheorien, über die man heute verfügt, umfassen nur sehr engumschriebene Aspekte des Hörens und werden nur den elementarsten Gesichtspunkten der akustischen Informationsverarbeitung gerecht (SCHUBERT, 1980, im Vorwort). In dieser Arbeit sind natürlich nur solche Theorien von Interesse, die von den in Außen-, Mittel- und Innenohr stattfindenden Prozessen handeln. Zwar sind diese peripher ablaufenden Prozesse vergleichsweise gut erforscht, aber auch hier ist bislang allenfalls ein qualitatives Verständnis erreicht. Trotz zahlreicher bemerkenswerter Ansätze ist man daher noch weit von einem Modell entfernt, mit dem sich das Entladungsverhalten einer Hörnervenfaser für beliebige akustische Reize in quantitativer Weise nachvollziehen läßt.

Bevor näher auf die bestehenden Schwierigkeiten eingegangen wird, sollen zunächst noch einmal die wichtigsten Schritte auf dem Weg vom akustischen Reiz zu den Entladungen der Nervenfasern an Hand der Abb. 32 rekapituliert werden. Nach ersten Transformationen des akustischen Reizes in Außen- und Mittelohr¹² erfolgt im Innenohr eine frequenzspezifische Abbildung auf die Basilarmembran (siehe Abschnitt 2.1.1). Betrachtet man nun einen bestimmten Ort auf der Basilarmembran, so wird die mechanische Schwingung der Basilarmembran weiter umgesetzt in ein elektrisches Signal: das Rezeptorpotential einer dort befindlichen inneren Haarzelle. Nach den derzeit gültigen Vorstellungen steuert das Rezeptorpotential im basalen Pol der Haarzelle die Freisetzung einer chemischen Transmittersubstanz, die durch den synaptischen Spalt diffundiert und über eine Leitfähigkeitsänderung der subsynaptischen Membran ein Generatorpotential hervorruft (siehe Abschnitt 2.1.4). Das Generatorpotential ist schließlich der Auslöser für die Entladungen der Hörnervenfasern.

Experimentell zugänglich sind derzeit (neben Außen- und Mittelohr) die Schwingung der Basilarmembran, das Rezeptorpotential der Haarzellen und die Entladungen der Hörnervenfasern. Während in den beiden ersten Fällen auf Grund experimenteller Schwierigkeiten nur ein sehr lückenhaftes Datenmaterial vorhanden ist, ist das Entladungsverhalten von Hörnervenfasern bereits unter zahllosen Reizbedingungen gründlich untersucht worden. Der Nutzen dieser Hörnervenfaseruntersuchungen für die Modellentwicklung wird allerdings erheblich eingeschränkt durch den Umstand, daß bislang meistens nur Teilaspekte des Entladungsverhaltens, wie sie beispielsweise in der mittleren Entladungsrate, dem Intervall-, Perioden- oder PST-Histogramm zum Ausdruck kommen, veröffentlicht wurden; bedingte Entladungswahrscheinlichkeiten, deren Kenntnis für eine Modellentwicklung äußerst wünschenswert wäre, wurden dagegen nur in Ausnahmefällen berechnet.

Bei der Entwicklung eines Modells für die Transformation eines akustischen Reizes in die Entladungsfolge einer Hörnervenfaser steht man also vor dem Problem, daß zwar über die Ausgangsgröße, eben die Entladungsfolge der Hörnervenfaser, verhältnismäßig gute Kenntnisse vorhanden sind, daß aber

¹²Eine Knochenleitung von Schallenergie (siehe z.B. TONNDORF, 1976) soll hier außer acht gelassen werden.

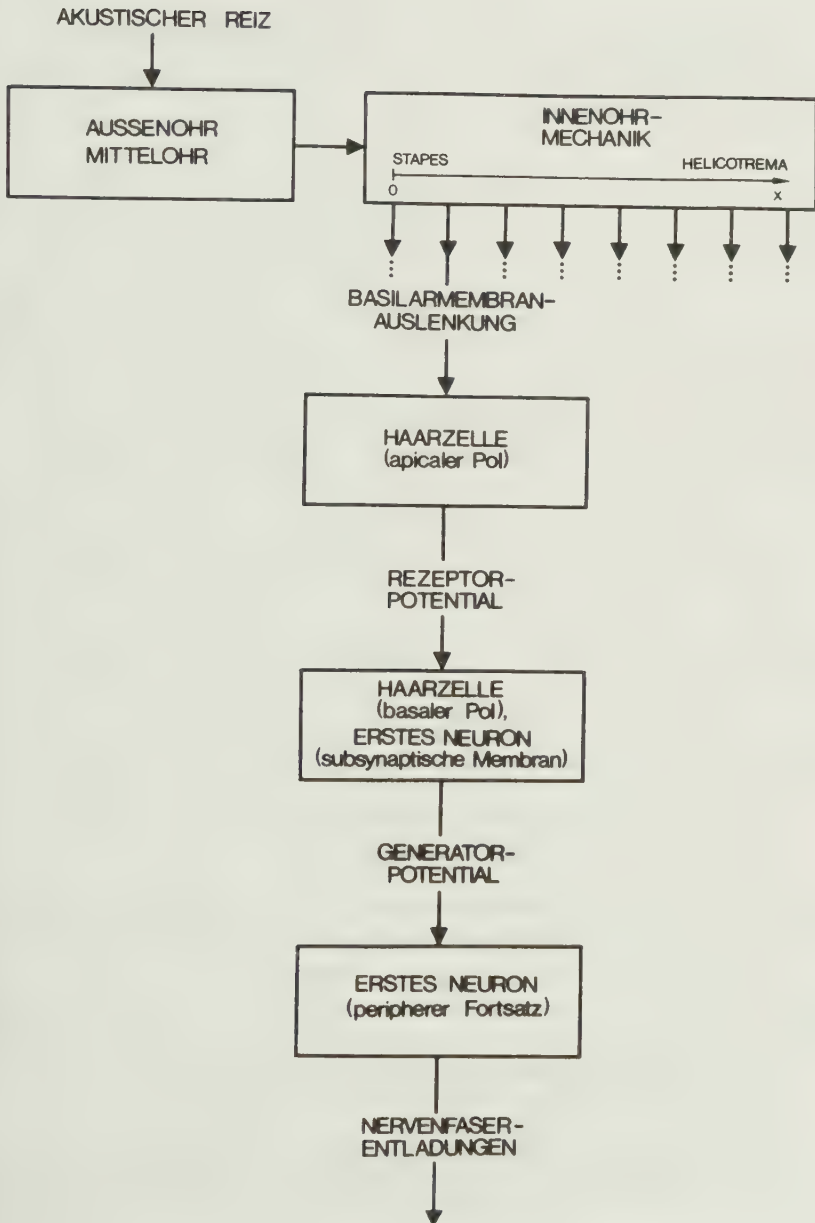


Abb. 32: Stark vereinfachtes Schema der peripheren akustischen Informationsverarbeitung.

über die Zwischenstufen in dem Transformationsprozess teilweise noch erhebliche Unklarheiten bestehen. Diese Unklarheiten lassen sich durch Modelluntersuchungen allein kaum beheben; hier müssen neue, grundlegende Experimente vorausgehen.

Nun ist es für die Entwicklung eines Modells nicht unbedingt erforderlich, daß alle wesentlichen Vorgänge, die in dem zugrundeliegenden biologischen System ablaufen, bekannt sind. Prinzipiell ist eine Modellentwicklung auch auf Grund einer Analyse der Beziehung zwischen Eingangs- und Ausgangsgröße möglich (funktionelles Modell nach der Klassifikation im vorigen Abschnitt). Im vorliegenden Falle wird eine solche Input/Output-Analyse aber durch den Umstand erschwert, daß Eingangs- und Ausgangsgröße schwer vergleichbar sind, da die Eingangsgröße, der akustische Reiz, ein analoges Signal ist und die Ausgangsgröße, die Entladungsfolge der Nervenfaser, ein stochastischer Punktprozess ist. Nach den Ausführungen in Abschnitt 2.2.4 bietet es sich jedoch an, in einem Zwischenschritt einen speziellen Aspekt der Entladungsfolge einer Nervenfaser zu betrachten, die RP-Dichte ("recovered probability histogram"). Zwar ist die RP-Dichte keine physikalische Größe wie Potential oder Strom, sie ist jedoch wesentlich mehr als nur eine abstrakte Modellgröße, da sie ohne eine Modellannahme sinnvoll definiert ist und - zumindest im Prinzip - durch statistische Auswertung einer hinreichend großen Anzahl von Experimenten beliebig genau bestimmt werden kann. Damit läßt sich die Modellentwicklung in zwei Teilprobleme untergliedern:

- (1) Modellmäßige Beschreibung der Beziehung zwischen akustischem Reiz (Eingangsgröße) und RP-Dichte (Ausgangsgröße).
- (2) Modellmäßige Beschreibung der Beziehung zwischen RP-Dichte (Eingangsgröße) und Entladungsfolge der Nervenfaser (Ausgangsgröße).

Selbstverständlich kann man das Problem (1) auch in zwei Probleme aufteilen:

- (1A) Modellmäßige Beschreibung der Beziehung zwischen akustischem Reiz (Eingangsgröße) und Rezeptorpotential (Ausgangsgröße).
- (1B) Modellmäßige Beschreibung der Beziehung zwischen Rezeptorpotential (Eingangsgröße) und RP-Dichte (Ausgangsgröße).

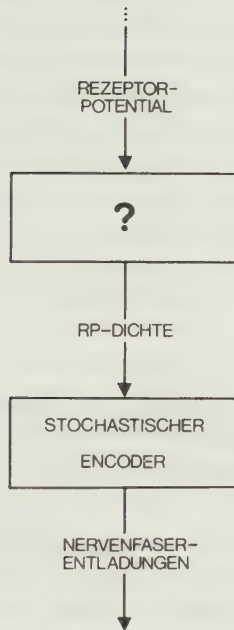


Abb. 33: Schematische Darstellung der Beziehung zwischen Rezeptorpotential, RP-Dichte und Nervenfaserentladungen.

Die Struktur des zum Problem (1A) gehörigen Modells kann aus Abb. 32 übernommen werden. Die beiden verbleibenden Probleme (1B) und (2) sind in Abb. 33 skizziert. Welche Beziehung zwischen Rezeptorpotential und RP-Dichte besteht, muß an dieser Stelle offenbleiben. Sicherlich besteht hier keine einfache Proportionalität; man kann jedoch wohl davon ausgehen, daß zumindest eine mehr oder weniger große Ähnlichkeit gegeben ist.

Das zum Problem 2 gehörige Modell beinhaltet die Umsetzung einer analogen Größe in einen stochastischen Punktprozeß. Modelle dieser Art werden im folgenden als *stochastische Encoder* bezeichnet.

Im weiteren Verlauf dieser Arbeit wird im wesentlichen nur eine spezielle Klasse von stochastischen Encodern betrachtet, die probabilistischen Encoder (siehe Übersicht in Abschnitt 3.6.3). Zuvor soll jedoch in den restlichen Abschnitten dieses Kapitels ein kurzer Überblick darüber gegeben werden, wie das in der Abb. 32 dargestellte Schema (bzw. die in der Abb. 33 ange-deutete Modifikation) in seiner Gesamtheit modellmäßig realisiert werden kann. Dabei soll bewußt vermieden werden, eine bestimmte Modellversion anzubieten; vielmehr werden Vor- und Nachteile von zahlreichen unterschiedlichen Modellansätzen aufgezeigt. Im Rahmen dieser Arbeit kann nur auf einige wenige Aspekte ausführlicher eingegangen werden; für eine eingehendere Beschäftigung mit der Thematik sei auf die angeführten Literaturstellen verwiesen.

3.3 Vom akustischen Reiz zur Schwingung der Basilarmembran

3.3.1 Modelle für Außen- und Mittelohr

Solange die Schallintensität nicht zu groß ist, können Außen- und Mittelohr als ein lineares System betrachtet werden.¹³ Ab welcher Schallintensität mit Nichtlinearitäten gerechnet werden muß, kann nicht pauschal festgelegt werden. Bei intaktem Mittelohrmuskelsystem liegt die Grenze bei 60-70 dB SPL, bei deaktiviertem Mittelohrmuskelsystem dagegen liegt sie oberhalb von 100 dB SPL (siehe DALLOS, 1973). Häufig ist der Reiz als Schalldruck am Trommelfell oder Auslenkungsgeschwindigkeit der Steigbügel-fußplatte definiert; eine Berücksichtigung von Außenohr bzw. Außen- und Mittelohr erübrigt sich dann natürlich. Auskunft über die Übertragungseigenschaften von Außen- und Mittelohr kann man beispielsweise BLAUERT et al. (1974), MØLLER (1974), SHAW (1974) und ZWISLOCKI (1975b) entnehmen.

¹³ Nach allerneuesten Erkenntnissen muß diese Aussage etwas relativiert werden. Siehe dazu Abschnitt 3.3.3.

3.3.2 Modelle der Basilarmembranmechanik

Zahlreiche Arbeitsgruppen beschäftigten sich damit, die Schwingungseigenschaften der Basilarmembran ausgehend von anatomischen und physikalischen Gegebenheiten herzuleiten. Grundlage dieses Ansatzes sind die Gesetze der Hydrodynamik. Da es zahlreiche ausführliche Übersichtsarbeiten zu diesem Thema gibt, erübrigt sich eine Darstellung an dieser Stelle. Verwiesen sei z.B. auf ALLEN (1979), DALLOS (1973), de BOER (1981), HALL (1980) und VIERGEVER (1980).

3.3.3 Das Konzept eines linearen Filters

Bis vor kurzem ist man davon ausgegangen, daß zumindest bei kleinen Schallintensitäten die Transformation eines akustischen Reizes in die Schwingung, die die Basilarmembran im Abstand x vom ovalen Fenster ausführt, durch ein *lineares Filter* beschrieben werden kann. Dies würde bedeuten, daß für beliebige akustische Reize $u(t)$ die Basilarmembranschwingung am Orte x gegeben ist durch ein Faltungsintegral

$$v(x,t) = \int_0^t u(\tau) \cdot h(x,t-\tau) d\tau, \quad (3.3.1)$$

wobei $h(x,t)$ die Impulsantwort des Filters am Orte x ist. Neueste Befunde geben jedoch Anlaß dazu, diese Annahme etwas kritischer zu betrachten.

KEMP (1978) sowie ANDERSON und KEMP (1979) machten die verblüffende Entdeckung, daß das Innenohr als Antwort auf einen Click-Reiz mit einer Verzögerung von einigen Millisekunden ein Echo zurückschickt, das mit Hilfe eines Mikrofons im äußeren Gehörgang aufgezeichnet werden kann. Dieses *Kemp-Echo* weist schon bei geringen Schallintensitäten nichtlineare Eigenschaften auf. Bietet man dem Ohr statt eines Clicks einen Zweitonreiz an, so kann man im äußeren Gehörgang die Verzerrungsprodukte $(2f_1-f_2)$ und (f_2-f_1) nachweisen (KEMP, 1979; KIM, 1980; KIM et al., 1980). KIM und Mitarbeiter konnten diese Verzerrungsprodukte bis zu Reizintensitäten von 40 dB SPL verfolgen [$SPL(f_1) = SPL(f_2)$]. Sie stellten dabei fest, daß die relative Größe der Verzerrungsprodukte mit abnehmender Reizintensität zunimmt!

In Fällen, wie der Zweittonreizung, wo Reiz und Echo zeitlich nicht klar voneinander getrennt sind, wird es also schwierig, zwischen Reiz und Echo zu unterscheiden. Der Schalldruck am Trommelfell, den man in den meisten experimentellen Untersuchungen als akustischen Reiz ansieht, stellt in diesen Fällen bereits eine Überlagerung des vom Schallgeber kommenden Reizes mit dem Echo dar. Nichtlineare Merkmale, die im Echo vorhanden sind, müssen also notwendigerweise auch in der Mittelohr- und Basilarmembranmechanik nachweisbar sein, wenn adäquate Meßverfahren angewandt werden (KIM, 1980). Was die Verzerrungsprodukte ($2f_1 - f_2$) und ($f_2 - f_1$) angeht, ist allerdings zu bedenken, daß ihr Schalldruck am Trommelfell 30 bis 60 dB kleiner ist als der Schalldruck der Primärtöne (siehe KIM et al., 1980, Fig. 14).

Will man diese neuen Befunde ausreichend würdigen, so muß man eigentlich in das Schema der Abb. 32 zu jedem Pfeil noch einen zweiten, in die Gegenrichtung weisenden Pfeil eintragen. Gegenläufige Pfeile bedeuten natürlich, daß nichtlineare Eigenschaften eines beliebigen Systemelementes innerhalb des gesamten Systems nichtlineare Effekte bewirken. Strenggenommen ist es also unmöglich, daß System (oder Teile davon) als ein lineares Filter zu beschreiben. Diese Erkenntnis wurde erstmals von KIM und Mitarbeitern (1980) bei der Modellentwicklung berücksichtigt.

Trotz allem ist das Konzept eines linearen Filters, mathematisch formuliert in der Gleichung 3.3.1, nach wie vor von erheblicher Bedeutung für die Entwicklung von Modellen. Abbildung 34 skizziert einen sehr interessanten Modellansatz von de BOER und de JONGH (1978). In dieser Abbildung sind ein lineares Filter, eine statische (gedächtnislose) Nichtlinearität und ein stochastischer Encoder hintereinandergeschaltet. Das Filter faßt alle Filtereigenschaften der Transformation vom akustischen Reiz zu den Entladungen der Hörnervenfaser zusammen (enthält also nicht nur die Filtereigenschaften des Transformationsprozesses vom akustischen Reiz zur Basilarmembranschwingung). Die Nichtlinearität hat unter anderem dafür zu sorgen, daß das Signal $w(t)$ keine negativen Werte annimmt (Gleichrichtereigenschaft). Der stochastische Encoder übersetzt das Signal $w(t)$ in eine Entladungsfolge $\delta(t)$; er soll so beschaffen sein, daß die Wahrscheinlichkeit für eine Entladung zur Zeit t proportional zu $w(t)$ ist (zeitabhängiger Poissonprozess; siehe Abschnitt 5.3). Im Falle eines derartigen Modells kann die Impulsantwort des Filters bestimmt werden durch Korrelation der Entladungsfolge $\delta(t)$

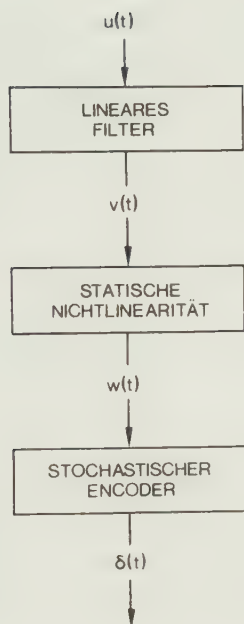


Abb. 34: Ein Modellansatz von de BOER und de JONGH (1976) zur Beschreibung der Beziehung zwischen akustischem Reiz $u(t)$ und Nervenfaserverentladungen $\delta(t)$. Das Modell enthält drei Komponenten: ein lineares Filter, eine statische Nichtlinearität und einen stochastischen Encoder.

(Ausgangssignal) mit einem als Eingangssignal benutzten weißen Rauschen $u(t)$ (reverse correlation: de BOER, 1968, 1969; de BOER und KUYPER, 1968).

Das lineare Filter in Abb. 34 kann ohne weiteres durch eine beliebige Kette von linearen Filtern und gedächtnislosen Nichtlinearitäten ersetzt werden. Wie de BOER (1976) gezeigt hat, besitzt ein solches System die Eigenschaft, daß mit Gaußschem Rauschen als Eingangssignal die Kreuzkorrelationsfunktion von Eingangs- und Ausgangssignal durch die Nichtlinearitäten nicht beeinflußt wird (abgesehen von einem Proportionalitätsfaktor). Im einfachsten Falle befindet sich zwischen zwei linearen (Bandpaß-) Filtern eine gedächtnis-

nislose Nichtlinearität. Dieses System wird als *BPNL-Modell* (band-pass nonlinearity) bezeichnet (BLACHMAN, 1964; PFEIFFER, 1970, 1971; DUIFHUIS, 1976; de BOER, 1976; DUIFHUIS und van de VORST, 1980; PICK, 1980). Das erste Filter wurde mit der Abstimmung der Basilarmembran in Verbindung gebracht, dem zweiten Filter wurde die Verschärfung der Abstimmung beim Übergang von der Basilarmembranschwingung zu den Entladungen der Hörnervenfaser zugeschrieben (*second filter*: EVANS, 1972; EVANS und WILSON, 1973). Ob es tatsächlich diese beiden Filter gibt und welchen physikalischen Vorgängen sie zugeordnet werden können, ist nach wie vor unklar (siehe z.B. KIM und MOLNAR, 1975; KIM et al., 1980).

3.4 Von der Schwingung der Basilarmembran zum Rezeptorpotential

Bereits im letzten Abschnitt wurde deutlich, daß Modellansätze häufig nicht einer bestimmten anatomischen Struktur oder einem bestimmten physikalischen Mechanismus zugeordnet werden können. So stellte das zuletzt vorgestellte BPNL-Modell teilweise bereits einen Vorgriff auf das jetzige Kapitel dar. Die Überschriften der Abschnitte 3.3-3.5 sollen daher - in Ermangelung eines geeigneter erscheinenden Ordnungsprinzips - nur als grober Leitfaden verstanden werden.

Da sowohl über die Schwingung der Basilarmembran als auch über das Rezeptorpotential einer Haarzelle noch zahlreiche Unklarheiten herrschen, stehen Modelle, die beide Größen in Beziehung zueinander setzen, naturgemäß auf sehr unsicherem Boden. In diesem Abschnitt sollen daher lediglich zwei Klassen von Nichtlinearitäten besprochen werden, die entweder als Nichtlinearität im Rahmen eines BPNL-Modells eingesetzt werden können oder einem Modell der Basilarmembranmechanik bzw. einem linearen Filter nachgeschaltet werden können.

3.4.1 Gleichrichter

Wie in Abschnitt 2.1.4 dargelegt wurde, besitzt das Rezeptorpotential einer Haarzelle den Charakter eines gleichgerichteten Signals. Hier sollen zwei Modellbausteine vorgestellt werden, mit denen die Gleichrichtung eines Signals modellmäßig realisiert werden kann.

Der wohl einfachste Gleichrichter ist ein "*Biased ideal rectifier*" (BENNETT, 1947; FEUERSTEIN, 1957). Wenn $v(t)$ das Eingangssignal ist, so ist das Ausgangssignal dieses Gleichrichters gegeben durch

$$w(t) = \begin{cases} 0 & \text{für } v(t) \leq b \\ v(t) - b & \text{für } v(t) > b, \end{cases} \quad (3.4.1)$$

wobei b eine feste reelle Zahl ist.

Ein anderer Gleichrichter wurde von SCHROEDER und HALL (1974) beschrieben (*S&H-Gleichrichter*). Wenn $v(t)$ wiederum das Eingangssignal ist, so ist das Ausgangssignal in diesem Falle gegeben durch

$$w(t) = w_0 \cdot (v(t)/2 + \sqrt{v^2(t)/4 + 1}) \quad (3.4.2)$$

wobei w_0 eine positive reelle Zahl ist.

3.4.2 Sättigungsglied

Wie Abb. 17 gezeigt hat, unterliegt die mittlere Entladungsrate einer Hörnervenfaser mit wachsender Reizintensität einer Sättigung. Die Ursache dieser Sättigung ist mit Sicherheit sehr vielschichtig; unter anderem sorgen beispielsweise die Refraktäreigenschaften der Hörnervenfaser und der Mechanismus der Transmitterfreisetzung in der Synapse zwischen Haarzelle und Hörnervenfaser für eine Begrenzung der mittleren Entladungsrate (vgl. LOTKENHÖNER et al., 1980a). Es ist also bei der Modellentwicklung wenig sinnvoll, alle Sättigungsmerkmale, die im Entladungsverhalten einer Hörnervenfaser sichtbar werden, in ein einziges Sättigungsglied "hineinzu packen".

Bereits auf der Ebene des Rezeptorpotentials ist eine Sättigung vorhanden (SELLICK und RUSSELL, 1978). Im Gegensatz zur Entladungsrate einer Nervenfaser nimmt die Größe des Rezeptorpotentials unterhalb des Sättigungsgebietes mit wachsender Reizintensität proportional zu. Diesem Verhalten wird man mit einem Sättigungsglied gerecht, daß aus einem Eingangssignal $v(t)$ das Ausgangssignal

$$w(t) = c \frac{v(t)}{c + |v(t)|} \quad (3.4.3)$$

erzeugt, wobei c eine positive reelle Zahl ist. Ein Sättigungsglied dieser Art wurde bereits von WEISS (1964, Seite 64) in sein Hörnervenfasermodell eingebaut. Die nichtlineare Beziehung (3.4.3) wurde übrigens in der Literatur wiederholt als Ausdruck von gleichzeitig hemmenden und erregenden Vorgängen in Nervenzellen interpretiert (siehe VARJÚ, 1977, Seite 187).

3.5 Vom Rezeptorpotential zum Generatorpotential

Da auch in diesem Falle die tatsächlich ablaufenden Vorgänge nur in groben Umrissen bekannt sind, beruhen Modelle wieder weitgehend auf Spekulationen. An dieser Stelle soll nur das Modell von SCHROEDER und HALL (1974) kurz besprochen werden. Es besteht (siehe Abb. 35) aus dem schon in Abschnitt 3.4.1 vorgestellten S&H-Gleichrichter, einem Kernstück und einem stochastischen Encoder, auf den in Abschnitt 4.8 noch näher eingegangen wird. Das Kernstück des Modells, im folgenden kurz *S&H-Modell* genannt, beschreibt die Freisetzung einer chemischen Transmittersubstanz in den synaptischen Spalt.

Es sei $w(t)$ die Eingangsgröße des S&H-Modells, $z(t)$ die Ausgangsgröße (pro Zeiteinheit freigesetzte Transmittersubstanz) und $n(t)$ die Menge an Transmittersubstanz, die für eine Freisetzung zur Verfügung steht. SCHROEDER und HALL nahmen an, daß $z(t)$ sowohl $n(t)$ als auch $w(t)$ proportional ist. Das Modell kann also als ein Verstärker mit einem veränderlichen Verstärkungsfaktor $n(t)$ betrachtet werden (*automatic gain control*: siehe SMITH und ZWISLOCKI, 1975). Abgesehen von dem Fall, daß $w(t)$ konstant ist, ändert sich der Wert von $n(t)$ laufend. Zum einen wird ständig Transmittersubstanz in den synaptischen Spalt abgegeben, zum anderen wird ständig neue Transmittersubstanz nachproduziert; außerdem wird ständig Transmittersubstanz abgebaut, ohne daß sie vorher in den synaptischen Spalt freigesetzt wurde.

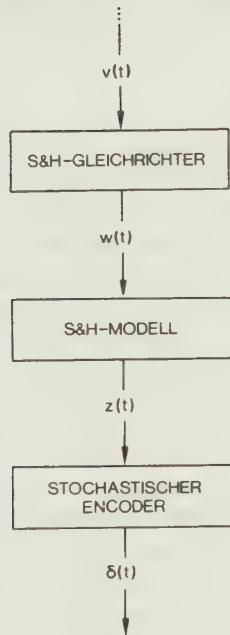


Abb. 35: Modell von SCHROEDER und HALL (1974). Ein Eingangssignal $v(t)$, das zum Beispiel als das Ausgangssignal eines die Mittel- und Innenohrmechanik nachbildenden linearen Filters aufgefaßt werden kann, unterliegt zunächst einer Gleichrichtung (S&H Gleichrichter). Das Kernstück des Modells (in der Abbildung als S&H-Modell bezeichnet) simuliert die Freisetzung einer chemischen Transmittersubstanz in der synaptischen Verbindung zwischen Haarzelle und Hörnervenfaser. Den Abschluß bildet ein stochastischer Encoder.

Nähere Einzelheiten über das S&H-Modell findet man bei SCHROEDER und HALL (1974); SCHROEDER (1975); GEISLER et al. (1979) sowie LOTKENHÖNER et al. (1980a).

SMITH und ZWISLOCKI (1975) haben einen schwerwiegenden Einwand gegen das S&H-Modell erhoben; ihre experimentellen Untersuchungen (siehe auch SMITH, 1977, 1979) haben eindeutig ergeben, daß das Modell in der Form, wie es von SCHROEDER und HALL (1974) vorgelegt wurde, nicht haltbar ist. STRUBE (1980) wies jedoch darauf hin, daß das S&H-Modell durch Nachschalten eines

Übertragungsgliedes mit logarithmischer Kennlinie leicht so erweitert werden kann, daß der vorgebrachte Einwand gegenstandslos wird.

3.6 Stochastische Encoder

Die letzte Stufe eines Modells der peripheren akustischen Informationsverarbeitung ist - wie in Abschnitt 3.2 dargelegt wurde - ein stochastischer Encoder, der den Übergang von einem analogen Signal zu einer Folge von Punktereignissen herstellt.¹⁴ Wenngleich man die Ausgangsgröße dieses Encoders, nämlich die Entladungen der Hörnervenfaser, bereits einigermaßen gut kennt, sind die physikalischen Vorgänge, die zu den Entladungen führen, nur in groben Umrissen bekannt (siehe Abschnitt 2.1.4 und 2.1.5). Es ist darum kein Wunder, daß die bislang veröffentlichten Encoder auf stark vereinfachenden Voraussetzungen basieren.

Welche real existierenden Strukturelemente der stochastische Encoder umfaßt, ist noch unklar. In jedem Falle gehören diejenigen Anteile der Hörnervenfasermembran dazu, die an der Entstehung eines Aktionspotentials beteiligt sind. Darüber hinaus kann man wohl davon ausgehen, daß sich auch der Mechanismus der Transmitterfreisetzung in den Eigenschaften des stochastischen Encoders widerspiegelt (vgl. Abb. 10).

3.6.1 Das Schwellen-Trigger-Modell von WEISS

WEISS (1964, 1966) ging von der Vorstellung aus, daß immer dann eine Entladung ausgelöst wird, wenn das Membranpotential einer Hörnervenfaser ein "Schwellenpotential" überschreitet (*Schwellen-Trigger-Mechanismus*). In seinem Modell wird jeweils nach einer Entladung das Schwellenpotential auf einen festen Wert heraufgesetzt und fällt im Anschluß daran wieder

¹⁴Die Anzahl der Modelle, die zu Themen wie "Codierung von Nervenfasarentladungen" oder "stochastische Aktivität von Nervenfasern" publiziert wurden, ist inzwischen nahezu unüberschaubar. In dieser Arbeit kann nur eine kleine Auswahl vorgestellt werden, wobei insbesondere solche Modelle ausgewählt wurden, die in irgendeinem engeren Zusammenhang mit den Entladungen einer Hörnervenfaser stehen. Eine Übersicht über allgemeinere Modelle findet man z.B. bei HOLDEN (1976).

exponentiell gegen einen Ruhewert ab. Das Membranpotential setzt sich zusammen aus dem Eingangssignal des Modells und einem überlagerten Rauschen, das für die stochastischen Eigenschaften der Modellentladungen verantwortlich ist.

Ein Schwellen-Trigger-Modell, wie es von WEISS entwickelt worden ist, kann das Entladungsverhalten einer Hörnervenfaser unter zahlreichen Reizbedingungen befriedigend nachahmen, versagt jedoch bei niederfrequenten Tönen hoher Intensität (GEISLER, 1968; DUIFHUIS, 1972): Mit wachsender Reizintensität findet man zwar im Periodenhistogramm des Modells, nicht jedoch im Periodenhistogramm einer Hörnervenfaser, eine Verschiebung des Maximums um $1/4$ der Periodenlänge.

3.6.2 Eine Modifikation des BVP-Modells

Der dem Modell von WEISS zugrundeliegende Schwellen-Trigger-Mechanismus besitzt zwar den Vorzug, besonders anschaulich zu sein, mit den Eigenschaften einer erregbaren Membran - mathematisch formuliert in dem *Modell von HODGKIN und HUXLEY (1952)* - hat er jedoch nur wenig gemein. Das Hodgkin-Huxley-Modell besitzt einen vierdimensionalen Phasenraum. Man kann es jedoch unter Erhaltung der wesentlichen Eigenschaften auf ein einfacheres Modell mit einem nur zweidimensionalen Phasenraum reduzieren: das *BVP-Modell*¹⁵ (FITZHUGH, 1961, 1969). Die eine der beiden Zustandsvariablen des BVP-Modells kann als Membranpotential V interpretiert werden, die zweite Zustandsvariable W ist für die Potentialrückbildung verantwortlich. Durch geeignete Reize (Ströme durch die Nervenmembran) wird das Modell zur Ausbildung eines Aktionspotentials veranlaßt. Eine Schwellenvariable wie im Modell von WEISS ist im BVP-Modell nicht vorhanden. Es zeigt zwar ebenfalls ein Schwellenphänomen, die Schwelle ist jedoch in den dynamischen Eigenschaften des Modells enthalten und kann nicht als Variable separiert werden.

¹⁵ Der Name BVP ist historisch bedingt und spielt auf vorangegangene Arbeiten von BONNHOEFFER (1949) und van der POL (1926) an.

Das BVP-Modell in der Form, wie es von FITZHUGH vorgelegt worden ist, ist streng deterministisch, d.h., es antwortet auf einen definierten Stromreiz stets in der gleichen, vorhersagbaren Weise. LÜTKENHÖNER und HOKE (1978, 1979a) haben das Modell etwas modifiziert, indem sie dem durch die Membran fließenden Strom eine stochastische Komponente in Form eines tiefpassgefilterten Rauschens überlagert haben. Abbildung 36 gibt ein Beispiel für die Spontanaktivität des so modifizierten Modells. In der oberen Spur sind die beiden Zustandsvariablen V (durchgezogene Kurve) und W (gestrichelte Kurve) als Funktion der Zeit dargestellt. Man erkennt deutlich, wie ungefähr zur Zeit 170 (gemessen in willkürlichen Zeiteinheiten) aus den Fluktuationen des Membranpotentials V plötzlich ein Aktionspotential aufschießt. Die Spur darunter zeigt das Rauschen, das dem durch die Membran fließenden Strom überlagert wurde. Die untere Abbildung zeigt die Kurve $(V(t), W(t))$ im (V, W) -Phasenraum. Das bereits erwähnte Aktionspotential hebt sich auch im Phasendiagramm durch die Größe der Auslenkung klar von den gewöhnlichen Fluktuationen ab.

Die von LÜTKENHÖNER und HOKE untersuchte stochastische Version des BVP-Modells stellt nur einen ersten, tastenden Versuch dar, die heute zur Verfügung stehenden Kenntnisse über die dynamischen Eigenschaften erregbarer Membranen auf die besonderen Gegebenheiten anzuwenden, die bei Hörnervenfaseren vorliegen. Obwohl das Modell von großen Vereinfachungen ausgeht, konnte qualitativ eine gute Übereinstimmung mit dem Entladungsverhalten von Hörnervenfaseren erreicht werden. Unter anderem ergaben die Untersuchungen, daß die Empfindlichkeit des BVP-Modells bei Reizung mit sinusförmigen Strömen stark von der Frequenz abhängt: Nach Erreichen eines Minimums nimmt die Schwelle für die Auslösung eines Aktionspotentials zu höheren Frequenzen hin rasch zu; man kann also davon ausgehen, daß das BVP-Modell oberhalb einer gewissen Grenzfrequenz für einen Wechselstromreiz praktisch unerregbar ist. Diese Beobachtung gibt Anlaß zu der Vermutung, daß die fehlende Synchronisation der Hörnervenfaserentladungen bei Darbietung von hochfrequenten Tönen (>5 kHz) unter anderem durch die Membraneigenschaften der Hörnervenfaseren selbst bedingt ist. Eine weitere Ursache für die fehlende Synchronisation liegt sicherlich darin, daß die Effekte, die durch die in den synaptischen Spalt freigesetzten Transmittermoleküle hervorgerufen werden, eine gewisse Lebensdauer haben (KIANG et al., 1965). Schließlich sei auch noch daran erinnert, daß bereits auf der Ebene des Rezeptorpotentials

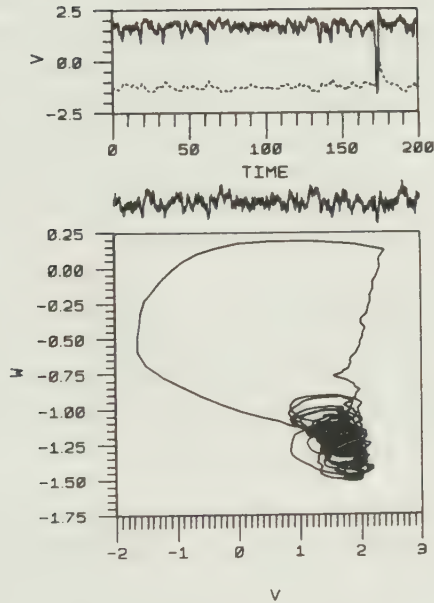


Abb. 36: Spontanentladung in der stochastischen Version des BVP-Modells.
Einzelheiten der Abbildung werden im Text erläutert.
(aus LÜTKENHÖNER und HOKE, 1979a)

die Relation zwischen Gleich- und Wechselspannungsanteil mit wachsender Frequenz zugunsten des Gleichspannungsanteils verschoben wird (Abschnitt 2.1.2).

3.6.3 Probabilistische Encoder

Die beiden zuvor vorgestellten Encoder haben den Nachteil, daß selbst einfachste Fragestellungen - z.B. nach dem Betrag der mittleren Spontanentladungsrate - im allgemeinen nur numerisch zu beantworten sind: Man berechnet zunächst eine Folge von Entladungen und wertet sie dann, wie in Kapitel 2.2 beschrieben, aus. Wesentlich einfacher ist die mathematische Behandlung von solchen Modellen, die nicht mehr von einzelnen Entladungen,

sondern nur noch von Entladungswahrscheinlichkeiten handeln. Modelle dieser Art werden in ausführlicher Form in den folgenden drei Kapiteln behandelt. Sie sollen *probabilistische Encoder* genannt werden. Eingangsgröße eines probabilistischen Encoders ist die in Abschnitt 2.2.4 eingeführte RP-Dichte, die Entladungsdichte nach vollständiger Erholung von der vorhergegangenen Entladung. Auf der Ausgangsseite eines probabilistischen Encoders interessieren insbesondere die mittlere Entladungsrate als Funktion der Zeit ("PST-Histogramm") sowie die Verteilungsdichtefunktion für das Intervall zwischen zwei Entladungen ("Intervallhistogramm").

In Kapitel 4 wird der einfache Fall betrachtet, daß die Eingangsgröße des probabilistischen Encoders konstant ist; alle Merkmale des Entladungsvorganges sind also durch ein Intervallhistogramm vollständig festgelegt, wenn man eine Abhängigkeit von Intervallen höherer Ordnung vernachlässigt (siehe dazu Abschnitt 2.2.1).

Nach einer kurzen Einführung in die *Erneuerungstheorie* wird in den Abschnitten 4.4-4.7 das SIEBERTSCHE *Konzept der Skalierungseigenschaft* nebst Beispielen besprochen. Dieses Konzept wurde von mehreren Autorengruppen (z.B. GESTRI et al., 1980) zu einem auch auf zeitabhängige Eingangsgrößen anwendbaren Modell weiterentwickelt, worauf in Abschnitt 7.1 noch kurz eingegangen wird. Dem Konzept der Skalierungseigenschaft wird in den Abschnitten 4.8-4.10 das *Konzept der Erholungsfunktion* gegenübergestellt.

Das Konzept der Erholungsfunktion bildet die Grundlage für die Kapitel 5 und 6.¹⁶ In Kapitel 5 wird das Konzept der Erholungsfunktion verallgemeinert und der auf dem Konzept beruhende probabilistische Encoder unter einigen speziellen Bedingungen mit Mitteln der Analysis untersucht. In Kapitel 6 wird dieser Modellansatz schließlich zu einem Markoffkettenmodell verarbeitet, das sich vorzüglich für numerische Untersuchungen bei beliebigen Eingangssignalen und beliebigen Erholungsfunktionen eignet.

¹⁶ Einige der in diesen Kapiteln aufgezeigten Gedankengänge wurden bereits bei früheren Gelegenheiten vorgestellt (LÜTKENHÖNER und HOKE, 1979b, LÜTKENHÖNER et al., 1980a, 1980b, 1980c).

4. ERNEUERUNGSTHEORETISCHE MODELLE

In Abschnitt 2.1.5 wurde dargelegt, daß die Entladungsfolge einer Nerven-faser als Realisation eines stochastischen Punktprozesses betrachtet werden kann. Eine besonders wichtige Klasse dieser stochastischen Punktprozesse stellen die *Erneuerungsprozesse* dar, zu denen - als bekanntester und einfachster Sonderfall - auch der *Poissonprozeß* gehört. Die Entladungsfolge einer Nerven-faser kann genau dann als Realisation eines Erneuerungsprozesses betrachtet werden, wenn - grob ausgedrückt - alle Merkmale der Entladungs-folge durch das Intervallhistogramm definiert sind. Betrachtet man eine Hörnerven-faser, so liegt dieser Fall zum Beispiel bei der Spontanaktivität oder bei der Antwort auf einen hochfrequenten Dauerton (>5 kHz) vor.¹⁷ Bezogen auf einen probabilistischen Encoder bedeutet dies, daß seine Eingangsgröße konstant ist. Eine eingehende Untersuchung dieses Falles bildet eine gute Grundlage für die Entwicklung allgemeinerer Modelle.

Die Erneuerungstheorie (renewal theory) wurde begründet, als man nach Lösungen für gewisse wahrscheinlichkeitstheoretische Probleme im Zusammenhang mit dem Ausfall und Ersatz von technischen Funktionseinheiten suchte. Die in der Erneuerungstheorie üblichen Termini zeugen noch heute von diesen Ursprüngen, obwohl die Theorie inzwischen auch bei der Behandlung vieler anderer Probleme herangezogen wurde. Eine ganz hervorragende Darstellung der Erneuerungstheorie findet man in einer Monographie von COX (1962). Diese Monographie bildet die Grundlage für den Abschnitt 4.1 dieser Arbeit.

4.1 Einführung in die Theorie der Erneuerungsprozesse

Um sich die wichtigsten Grundbegriffe der Erneuerungstheorie klarzumachen, betrachte man das folgende anschauliche Beispiel. Gegeben sei eine große Menge Glühbirnen des gleichen Fabrikates, die alle zum gleichen Zeitpunkt $x=0$

¹⁷ Ein Trend, wie er z.B. in Abb. 26 zu sehen ist, soll hier vernachlässigt werden.

in Betrieb genommen wurden. Es ist eine Erfahrung des täglichen Lebens, daß die Glühbirnen nicht alle zur gleichen Zeit ausfallen (durchbrennen), vielmehr weist die Lebensdauer der Glühbirnen eine gewisse Verteilung auf. Um diese Verteilung zu beschreiben, kann man die Zeitachse in kleine Intervalle Δx einteilen und untersuchen, wieviele Glühbirnen in den Zeitintervallen $[i\Delta x, (i+1)\Delta x]$, $i \geq 0$, ausfallen. Man erhält auf diese Weise eine Folge von Zahlen n_i , $i \geq 0$, die ein *Histogramm* der Lebensdauer einer Glühbirne darstellen. Wenn N die Gesamtzahl der betrachteten Glühbirnen ist, so ist $\hat{p}_i = n_i/N$ ein Schätzwert für die Wahrscheinlichkeit $P[i\Delta x < X \leq (i+1)\Delta x]$, daß eine Glühbirne zu einem Zeitpunkt X mit $i\Delta x < X \leq (i+1)\Delta x$ ausfällt (X hat den Charakter einer Zufallsgröße). Die Wahrscheinlichkeit $P[i\Delta x < X \leq (i+1)\Delta x]$ stellt den Grenzwert von $\hat{p}_i$ für $N \rightarrow \infty$ dar. Ihr Betrag hängt selbstverständlich von der Intervalllänge Δx ab.

Ein von der Intervalllänge Δx unabhängiges Maß stellt die *Wahrscheinlichkeitsdichtefunktion* $f(x)$ dar, die definiert ist durch

$$f(x) = \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \frac{P(x < X \leq x + \Delta x)}{\Delta x}.$$

Für eine Wahrscheinlichkeitsdichtefunktion (probability density function), im folgenden auch häufig kurz Dichtefunktion genannt, muß gefordert werden, daß sie keine negativen Werte annimmt und die Normierungsbedingung

$$\int_0^{\infty} f(x) dx = 1 \quad (4.1.1)$$

erfüllt.

Die Verteilung einer Zufallsvariablen X (im obigen Beispiel die Lebensdauer einer Glühbirne) ist durch die Dichtefunktion $f(x)$ vollständig bestimmt. In vielen Fällen ist es aber praktisch, mit einer anderen, äquivalenten Funktion zu arbeiten. Eine davon ist die *Verteilungsfunktion* (cumulative distribution function)

$$F(x) = \int_0^x f(u) du. \quad (4.1.2)$$

Es ist klar, daß $F(x)$ eine nichtfallende Funktion ist mit $F(0)=0$ und $F(\infty)=1$. $F(x)$ gibt die Wahrscheinlichkeit $P(X \leq x)$ an, also in dem obigen Beispiel die Wahrscheinlichkeit dafür, daß eine Glühbirne bis zur Zeit x , gerechnet von der Inbetriebnahme an, ausgefallen ist.

Eine zweite $f(x)$ äquivalente Funktion ist die zu $F(x)$ komplementäre Funktion

$$G(x) = 1 - F(x) = \int_x^{\infty} f(u) du. \quad (4.1.3)$$

$G(x)$ wird als *Überlebensfunktion* (survivor function) bezeichnet und gibt die Wahrscheinlichkeit $P(X > x)$ an, also in dem obigen Beispiel die Wahrscheinlichkeit dafür, daß eine Glühbirne zur Zeit x noch nicht ausgefallen ist (also noch leuchtet). Es ist klar, daß $G(x)$ eine nichtwachsende Funktion ist mit $G(0)=1$ und $G(\infty)=0$. Durch Differentiation von (4.1.2) bzw. (4.1.3) erhält man

$$f(x) = F'(x) = -G'(x). \quad (4.1.4)$$

Eine dritte $f(x)$ äquivalente Funktion ist definiert durch

$$\phi(x) = \frac{f(x)}{G(x)}. \quad (4.1.5)$$

Die Funktion $\phi(x)$ heißt *altersabhängige Ausfallrate* (age-specific failure rate). In dem obigen Beispiel gibt $\phi(x)\Delta x$ grob gesprochen die Wahrscheinlichkeit dafür an, daß eine Glühbirne, von der bekannt ist, daß sie bereits x Zeiteinheiten brennt, innerhalb des Zeitintervalls $[x, x+\Delta x]$ ausfällt, daß also die Lebensdauer X dieser Glühbirne in dem Intervall $[x, x+\Delta x]$ liegt. Mathematisch formuliert ist also

$$\phi(x) = \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \frac{P(x < X \leq x + \Delta x | x < X)}{\Delta x}.$$

Aus (4.1.4) und (4.1.5) ergibt sich

$$\phi(x) = -\frac{G'(x)}{G(x)} = -\frac{d}{dx} [\log G(x)].$$

Wenn man die Forderung $G(0)=1$ berücksichtigt, erhält man daraus durch Integration

$$G(x) = \exp\left[-\int_0^x \phi(u)du\right]. \quad (4.1.6)$$

Aus (4.1.5) und (4.1.6) ergibt sich schließlich die wichtige Gleichung

$$f(x) = \phi(x) \cdot \exp\left[-\int_0^x \phi(u)du\right], \quad (4.1.7)$$

welche eine Beziehung zwischen Dichtefunktion f und altersabhängiger Ausfallrate ϕ herstellt.

In dem obigen Glühbirnenbeispiel wurde davon ausgegangen, daß eine große Anzahl Glühbirnen gleichzeitig getestet wird, um die Dichtefunktion $f(x)$ der Zufallsvariablen X (Lebensdauer einer Glühbirne) zu bestimmen. Wenn man nun aber voraussetzen kann, daß das zur Verfügung stehende Glühbirnenkontingent beliebig lange - ohne Einfluß auf die Eigenschaften der Birnen - gelagert werden kann, dann kann man die einzelnen Glühbirnen auch nacheinander testen: Sobald die getestete Glühbirne ausfällt, wird sie durch eine neue ersetzt.

Der Übergang vom Glühbirnenbeispiel zur Entladungsfolge einer Nervenfaser liegt nun auf der Hand. Sowohl das Auswechseln einer Glühbirne als auch die Entladung einer Nervenfaser können mit dem neutralen Begriff "*Punkteignis*" belegt werden. Die Zufallsvariable X , ursprünglich als Lebensdauer einer Glühbirne definiert, bedeutet nun das Intervall zwischen zwei Entladungen. Das im Abschnitt 2.2.1 eingeführte Intervallhistogramm $\tilde{f}(x)$ ist Schätzfunktion für die Dichtefunktion $f(x)$ der Zufallsvariablen X ; die in Abschnitt 2.2.1 definierten Funktionen $\tilde{G}(x)$ und $\tilde{\phi}(x)$ (PDT-Histogramm) sind Schätzfunktionen für die Überlebensfunktion $G(x)$ und die altersabhängige Ausfallrate $\phi(x)$.

Von besonderer Bedeutung im Zusammenhang mit den Entladungen einer Nervenfaser ist das *mittlere Entladungsintervall* $\bar{x}$ bzw. sein Kehrwert

$$\bar{n} = 1/\bar{x}, \quad (4.1.8)$$

die *mittlere Entladungsrate*. Die mittlere Entladungsrate läßt sich im

Experiment besonders einfach abschätzen als Anzahl der Entladungen dividiert durch die Meßdauer; sie gestattet bereits eine grobe Klassifizierung von Nervenfasern. Das mittlere Entladungsintervall $\bar{x}$, also der Erwartungswert für das Entladungsintervall X , läßt sich natürlich auch aus der Dichtefunktion f berechnen:

$$\bar{x} = E(X) = \int_0^{\infty} x f(x) dx. \quad (4.1.9)$$

Die bisher erfolgte Darstellung der Erneuerungstheorie beschränkte sich auf das Intervall zwischen zwei aufeinanderfolgenden Entladungen. Dieser enge Blickwinkel soll im folgenden etwas erweitert werden. Zur Vereinfachung der Terminologie werden zunächst alle Entladungen durchnummeriert, und zwar erhält die erste auf einen definierten Zeitpunkt $t_0=0$ folgende Entladung die Nummer 1, die folgende die Nummer 2 und so fort. Die Zeit bis zur ersten Entladung sei die Zufallsvariable X_1 , die Zeit zwischen erster und zweiter Entladung die Zufallsvariable X_2 und so weiter. Die i -te Entladung findet also zur Zeit $T_i = X_1 + X_2 + \dots + X_i$ statt. Wenn man weiter annimmt, daß $X_1, X_2, \dots, X_i$ unabhängig verteilte Zufallsvariable sind mit den Dichtefunktionen $f_1, f_2, \dots, f_i$, so ergibt sich für die Dichtefunktion k_i der Zufallsvariablen T_i

$$k_i(t) = \int_{-\infty}^{+\infty} \dots \int_{-\infty}^{+\infty} f_1(u_1) f_2(u_2 - u_1) \dots f_i(t - u_{i-1}) du_1 \dots du_{i-1},$$

wobei die Funktionen $f_1, f_2, \dots, f_i$ für negative Argumente den Wert null annehmen sollen. Dieser Zusammenhang wird etwas übersichtlicher, wenn man die Dichtefunktionen k_i sukzessive aus den Dichtefunktionen k_{i-1} berechnet:

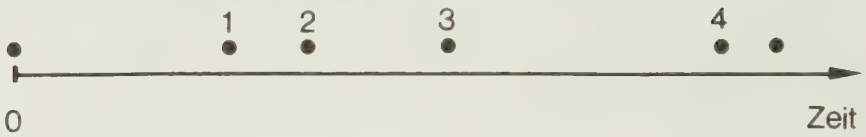
$$k_1(t) = f_1(t), \quad (4.1.10)$$

und für $i \geq 2$

$$k_i(t) = \int_0^t k_{i-1}(u) \cdot f_i(t-u) du. \quad (4.1.11)$$

Ein Integral wie in Gleichung (4.1.11) heißt Faltungs- oder Konvolutionsintegral. Man spricht von einem *normalen Erneuerungsprozeß* (ordinary renewal process), wenn die Funktionen f_i alle identisch sind, also $f_i(x) = f(x)$ für $i \geq 1$ gilt. Von einem *modifizierten Erneuerungsprozeß* (modified renewal

Normaler Erneuerungsprozeß



Modifizierter Erneuerungsprozeß

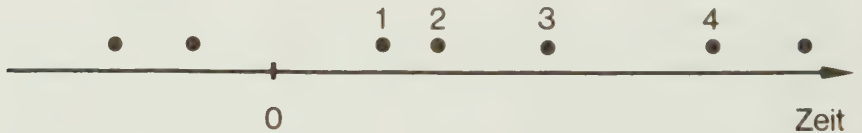


Abb. 37: Schematische Darstellung eines normalen und eines modifizierten Erneuerungsprozesses.

process) spricht man dagegen, wenn alle Dichtefunktionen bis auf die erste identisch sind, wenn also $f_i(x) \equiv f(x)$ für $i \geq 2$ und $f_1(x) \neq f(x)$ gilt. Einen modifizierten Erneuerungsprozeß erhält man z.B. dann, wenn - im Unterschied zum normalen Erneuerungsprozeß, wo der Zeitpunkt t_0 mit einer Entladung zusammenfällt - der Zeitpunkt t_0 unabhängig von der Entladungsfolge gewählt wird (siehe Abb. 37). In diesem Kapitel werden ausschließlich normale Erneuerungsprozesse betrachtet. Modifizierte Erneuerungsprozesse werden dagegen in Kapitel 5 behandelt.

Bisweilen interessiert man sich auch für die Wahrscheinlichkeitsdichte $h(t)$, daß in einem kleinen Zeitintervall um den Zeitpunkt t irgendeine Entladung (sei es die erste, zweite, ... oder i -te) stattfindet. Es ist leicht einzusehen, daß $h(t)$ gegeben ist durch

$$h(t) = \sum_{i=1}^{\infty} k_i(t) \quad (4.1.12)$$

Für $t \rightarrow \infty$ nähert sich $h(t)$ dem Wert der mittleren Entladungsrate $\bar{n}$. Die Funktion h wird als *Erneuerungs-dichte* (renewal density) bezeichnet. In der neurophysiologischen Literatur sind neben dieser Bezeichnung auch Bezeich-

nungen wie Autokorrelation oder "expectation density" gebräuchlich (eine Zusammenstellung findet man bei MOORE et al. (1966)). Im Falle eines normalen Erneuerungsprozesses sind die Erneuerungsdichte h sowie die Dichtefunktionen k_i für die Zeit bis zur i -ten Entladung weitere Äquivalente der Dichtefunktion f .

4.2 Normaler Erneuerungsprozess mit Totzeit

Es ist eine charakteristische Eigenschaft von Nervenfasern, daß unmittelbar nach einer Entladung die Schwelle für die Auslösung einer weiteren Entladung unendlich hoch ist, anders ausgedrückt: Die Entladungswahrscheinlichkeit unmittelbar nach einer Entladung ist gleich Null. Der auf eine Entladung folgende Zeitraum, in dem keine weitere Entladung stattfinden kann, heißt *absolute Refraktärzeit* (vgl. Abschnitt 2.1.5). Im Zusammenhang mit den Erneuerungsprozessen gebraucht man hierfür besser den neutralen Begriff *Totzeit*. In dieser anwendungsorientierten Arbeit soll jedoch der Begriff absolute Refraktärzeit weitgehend beibehalten werden. Die Dauer der absoluten Refraktärzeit wird im folgenden mit x_a bezeichnet.

Aus der Definition der absoluten Refraktärzeit ergibt sich zwangsläufig

$$f(x) = F(x) = \phi(x) = 0 \quad \text{für } x < x_a \quad (4.2.1)$$

und

$$G(x) = 1 \quad \text{für } x < x_a. \quad (4.2.2)$$

Für die folgenden Überlegungen ist es vorteilhaft, zusätzlich zu den Funktionen f, F, G und ϕ die Funktionen

$$\tilde{f}(x) = f(x+x_a) \quad (4.2.3)$$

$$\tilde{F}(x) = F(x+x_a) \quad (4.2.4)$$

$$\tilde{G}(x) = G(x+x_a) \quad (4.2.5)$$

$$\tilde{\phi}(x) = \phi(x+x_a) \quad (4.2.6)$$

zu definieren. Die Gleichungen (4.1.1) bis (4.1.7) bleiben erhalten, wenn man

f, F, G und ϕ jeweils durch $\tilde{f}, \tilde{F}, \tilde{G}$ und $\tilde{\phi}$ ersetzt. Im einzelnen gilt also

$$\int_0^{\infty} \tilde{f}(x) dx = 1, \quad (4.2.7)$$

$$\tilde{F}(x) = \int_0^x \tilde{f}(u) du, \quad (4.2.8)$$

$$\tilde{G}(x) = 1 - \tilde{F}(x) = \int_x^{\infty} \tilde{f}(u) du \quad (4.2.9)$$

$$\tilde{f}(x) = \tilde{F}'(x) = -\tilde{G}'(x), \quad (4.2.10)$$

$$\tilde{\phi}(x) = \tilde{f}(x) / \tilde{G}(x) \quad (4.2.11)$$

$$\tilde{G}(x) = \exp \left[- \int_0^x \tilde{\phi}(u) du \right], \quad (4.2.12)$$

$$\tilde{f}(x) = \tilde{\phi}(x) \cdot \exp \left[- \int_0^x \tilde{\phi}(u) du \right]. \quad (4.2.13)$$

Gleichung (4.1.9) für das mittlere Entladungsintervall läßt sich umschreiben in

$$\bar{x} = \int_0^{\infty} (x + x_a) \tilde{f}(x) dx.$$

Definiert man

$$\tilde{x} = \int_0^{\infty} x \tilde{f}(x) dx, \quad (4.2.14)$$

so folgt unter Berücksichtigung von (4.2.7)

$$\bar{x} = x_a + \tilde{x}. \quad (4.2.15)$$

Später werden einige Beispiele durchgerechnet werden, bei denen nicht die Dichte $\tilde{f}$, sondern die altersabhängige Ausfallrate $\tilde{\phi}$ vorgegeben ist. Natürlich muß $\tilde{\phi}$ derart gewählt werden, daß das durch (4.2.13) gegebene $\tilde{f}$ die Bedingung (4.2.7) erfüllt. Dies ist genau dann der Fall (siehe Anhang A), wenn

$$\lim_{x \rightarrow \infty} \tilde{G}(x) = 0 \quad (4.2.16)$$

gilt. Unter der schärferen Bedingung

$$\lim_{x \rightarrow \infty} x \cdot \tilde{G}(x) = 0 \quad (4.2.17)$$

kann die Gleichung (4.2.14) zur Berechnung des Erwartungswertes $\tilde{x}$ auch in der Form

$$\tilde{x} = \int_0^{\infty} \tilde{G}(x) dx \quad (4.2.18)$$

geschrieben werden. Bei vorgegebener Funktion $\tilde{\phi}$ bringt die Gleichung (4.2.18) eine erhebliche Erleichterung für die Berechnung von $\tilde{x}$. Der Beweis von (4.2.18) erfolgt in Anhang A. Dort wird auch gezeigt, daß Bedingung (4.2.17) auf jeden Fall erfüllt ist, wenn

$$\lim_{x \rightarrow \infty} \tilde{\phi}(x) = a \quad (4.2.19)$$

gilt, wobei a eine beliebige positive Konstante ist.

Für die in Abschnitt 4.1 eingeführten Dichtefunktionen k_i , $i \geq 1$, die die Verteilung der Zeit bis zur i -ten Entladung angeben, ergibt sich im Falle eines normalen Erneuerungsprozesses mit Totzeit aus (4.1.10) und (4.1.11) sofort

$$k_i(t) = 0 \quad \text{für} \quad t < ix_a. \quad (4.2.20)$$

Zur Vereinfachung späterer Überlegungen werden die Funktionen $\tilde{k}_i$ ($i \geq 1$) eingeführt:

$$\tilde{k}_i(t) = k_i(t + ix_a). \quad (4.2.21)$$

Anstatt (4.1.11) kann man nunmehr - wie man sich leicht überlegt - für $i \geq 2$

$$\tilde{k}_i(t) = \int_0^t \tilde{k}_{i-1}(u) \tilde{f}(t-u) du \quad (4.2.22)$$

schreiben. Für die Erneuerungsichte erhält man ferner

$$h(t) = 0 \quad \text{für} \quad t < x_a \quad (4.2.23)$$

und für $mx_a \leq t < (m+1)x_a$, $m \geq 1$,

$$h(t) = \sum_{i=1}^m \tilde{k}_i(t - ix_a). \quad (4.2.24)$$

4.3 Der Poissonprozess mit Totzeit

Um die in den vorangegangenen beiden Abschnitten vorgestellten Überlegungen zu vertiefen, soll nun zunächst der einfachste Fall eines Erneuerungsprozesses betrachtet werden; der Poissonprozeß. Ein Poissonprozeß mit Totzeit (ALAOGLU und SMITH, 1938) läßt sich durch die Eigenschaft

$$\hat{\phi}(x) \equiv a \quad (4.3.1)$$

charakterisieren, wobei a eine positive Konstante sei. Mit (4.3.1) sind natürlich auch die Funktionen $\hat{F}$, $\hat{G}$ und $\hat{z}$ wegen (4.2.8), (4.2.9) und (4.2.13) festgelegt. Im einzelnen ist

$$\hat{G}(x) = \exp(-ax) , \quad (4.3.2)$$

$$\hat{F}(x) = a \exp(-ax) , \quad (4.3.3)$$

$$\hat{F}(x) = 1 - \exp(-ax) . \quad (4.3.4)$$

Für das mittlere Entladungsintervall erhält man durch Einsetzen von (4.3.3) in (4.2.14) unter Berücksichtigung von (4.2.15)

$$\bar{x} = x_a + 1/a . \quad (4.3.5)$$

Mit (4.1.8) ergibt sich daraus für die mittlere Entladungsrate

$$\bar{n} = a/(ax_a + 1) . \quad (4.3.6)$$

Für die Dichtefunktionen $\tilde{k}_i$ ($i \geq 1$) erhält man im Falle eines Poissonprozesses

$$\tilde{k}_i(t) = \frac{a(at)^{i-1}}{(i-1)!} \exp(-at) \quad ; \quad (4.3.7)$$

diese Dichtefunktion wird als spezielle Erlangsche Verteilung bezeichnet (siehe COX, 1962).

Für den gewöhnlichen Poissonprozeß ohne Totzeit ($x_a=0$, $k_i(t) \equiv \tilde{k}_i(t)$) ergibt sich aus (4.1.12) und (4.3.7) sofort

$$h(t) = \exp(-at) \cdot \sum_{i=1}^{\infty} \frac{a(at)^{i-1}}{(i-1)!} = a \quad ;$$

die Erneuerungsichte h ist also in diesem Falle mit der altersabhängigen Ausfallrate ϕ identisch. Für $x_a > 0$ geht diese Identität jedoch verloren. Abbildung 38 illustriert die Verhältnisse für $x_a = 1$ ms und $a = 100/s$. Oben sind die Funktionen f (punktirt) und ϕ (durchgezogen), in der Mitte die Funktionen F (punktirt) und G (durchgezogen) und unten die Funktionen k_i (punktirt) und h (durchgezogen) dargestellt. Zunächst ist h identisch mit der Funktion $k_1 = f$ und zeigt dementsprechend nach Ablauf der absoluten Refraktärzeit x_a einen exponentiellen Abfall. Für $t > 2x_a$ machen sich jedoch die Dichtefunktionen höherer Ordnung bemerkbar, und h geht rasch gegen einen konstanten Wert, die mittlere Entladungsrate $\bar{n}$ (90,9/s nach Gleichung 4.3.6). Die Art und Weise, wie sich die Erneuerungsfunktion h der mittleren Entladungsrate $\bar{n}$ nähert, hängt stark von der Größe des Wertes a ab. Abbildung 39 zeigt, wie sich für sehr hohe Werte von a (1000-5000/s) Oszillationen ausbilden.

Was bedeutet die Eigenschaft (4.3.1) nun konkret für eine Nervenfaser? In die physiologische Terminologie übersetzt hat eine hypothetische Nervenfaser die Eigenschaft (4.3.1), wenn nach Ablauf der absoluten Refraktärzeit x_a ihre Entladungswahrscheinlichkeit unabhängig davon ist, wie lange die vorhergehende Entladung zurückliegt. Aus (4.3.3) kann man ersehen (siehe auch Abb. 38), daß in diesem Falle in der Dichtefunktion ("Intervallhistogramm") unmittelbar nach Ablauf der absoluten Refraktärzeit ein exponentiell abfallender Kurvenverlauf zu finden ist. Das Maximum der Dichtefunktion fällt also mit dem Ende der absoluten Refraktärzeit zusammen, wobei die Höhe des Maximums den Wert a hat.

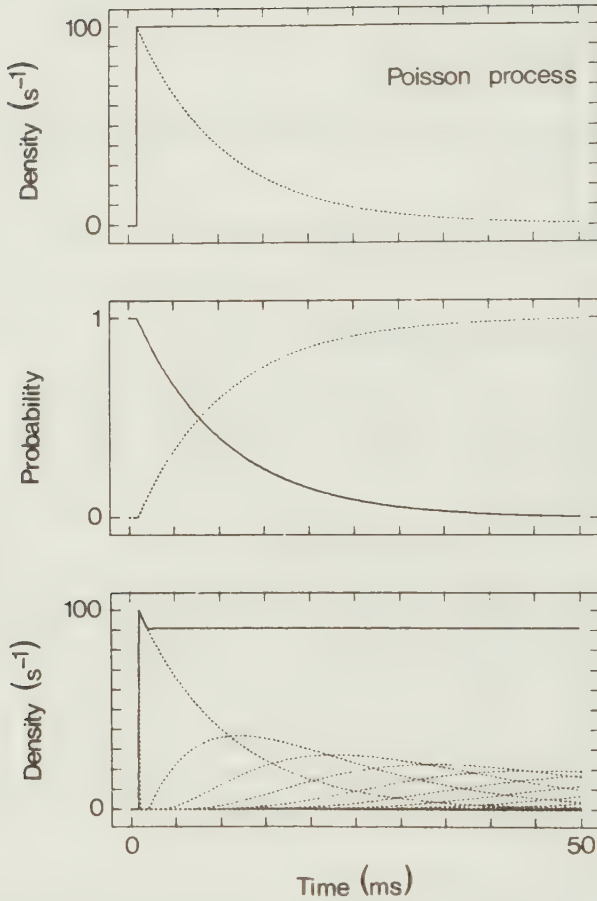


Abb. 38: Normaler Poissonprozeß mit Totzeit ($a=100/s$, $x_a=1$ ms).

Oben: Altersabhängige Ausfallrate ϕ (durchgezogen) und Wahrscheinlichkeitsdichtefunktion f (punktiert).

Mitte: Überlebensfunktion G (durchgezogen) und Verteilungsfunktion F (punktiert).

Unten: Erneuerungs-dichtefunktion h (durchgezogen) und Wahrscheinlichkeitsdichtefunktionen k_i , $i \geq 1$ (punktiert).

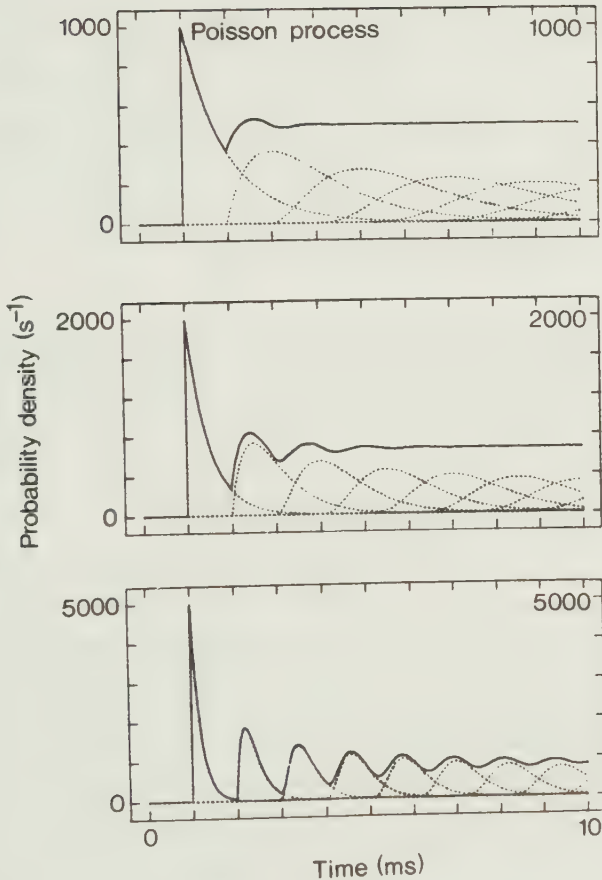


Abb. 39: Normaler Poissonprozeß mit Totzeit (1 ms): Erneuerungsdichtefunktion h (durchgezogen) und Wahrscheinlichkeitsdichtefunktionen k_i , $i \geq 1$ (punktiert), bei drei verschiedenen Werten des Parameters a (¹ in der rechten oberen Ecke eines jeden Diagrammes angegeben).

Ähnlichkeiten der spontanen Entladungsaktivität von bestimmten Nervenfasern, wie zum Beispiel Hörnervenfasern, mit einem Poissonprozeß wurden bereits von verschiedenen Autoren aufgezeigt (z.B. RODIECK und KIANG, 1962; GERSTEIN und MANDELBROT, 1964; KIANG et al., 1965). Diese Autoren wiesen jedoch auch

darauf hin, daß für den Zeitraum unmittelbar nach einer Entladung dieser Vergleich versagt. Man erinnere sich dazu an die Abb. 13, die das Intervallhistogramm einer spontanaktiven Hörnervenfaser zeigt. Im scharfen Gegensatz zu der oben beschriebenen Form der Dichtefunktion f eines Poissonprozesses findet man in dieser Abbildung nach Ablauf der absoluten Refraktärzeit einen zunächst sehr steilen, später flacher verlaufenden Anstieg von der Nulllinie aus bis zu einem Maximum. Von diesem Maximum aus nähert sich der Kurvenverlauf schließlich langsam einem exponentiellen Abfall, der schließlich auf die Nulllinie zurückführt.

In den weiteren Abschnitten dieses Kapitels werden einige Bemühungen vorgestellt, das Entladungsverhalten von Nervenfasern in adäquaterer Form zu charakterisieren, als dies durch den Poissonprozeß möglich ist.

4.4 Sieberts Konzept der "Skalierungseigenschaft"

Betrachtet man Intervallhistogramme von Hörnervenfasern, die bei Reizung mit hochfrequenten Dauertönen ($>5\text{kHz}$)¹⁸ erhalten wurden, so zeigen sich zwar erhebliche Unterschiede in der mittleren Entladungsrate, die Form der Histogramme ist jedoch sehr ähnlich. Dies veranlaßte SIEBERT (1965) zu der Arbeitshypothese, daß Parameter wie charakteristische Frequenz der Hörnervenfaser oder Intensität und Frequenz des dargebotenen Tones (Tonfrequenz $>5\text{kHz}$ vorausgesetzt) nur Einfluß haben auf das mittlere Entladungsintervall, nicht jedoch auf die Form des Intervallhistogramms. Mit anderen Worten besagt diese Hypothese, daß alle Dichtefunktionen $\tilde{f}$, die bei Darbietung eines hochfrequenten Tones erhalten wurden, durch geeignete *Skalierung von Abszissen- und Ordinatenachse* zur Deckung gebracht werden können. Umgekehrt können nach dieser Hypothese natürlich alle Dichtefunktionen $\tilde{f}$ bei Kenntnis des mittleren Entladungsintervalls aus einer gemeinsamen Dichtefunktion $\tilde{f}_0$ (mit dem zugehörigen Erwartungswert 1) abgeleitet werden. Wenn $\tilde{x}$ - wie in Abschnitt 4.2 definiert - das mittlere Entladungsintervall

¹⁸ Hierunter fällt auch die Spontanaktivität; denn Spontanaktivität kann betrachtet werden als Aktivität einer Nervenfasers bei Darbietung eines Dauertonreizes der Amplitude Null.

abzüglich der absoluten Refraktärzeit ist, so erhält man also

$$\tilde{f}(x) = \frac{1}{\tilde{x}} \tilde{f}_0(x/\tilde{x}). \quad (4.4.1)$$

Diese Gleichung kann man auch in der äquivalenten Form

$$\tilde{f}_0(x) = \tilde{x} \tilde{f}(x\tilde{x}) \quad (4.4.2)$$

schreiben.

Die Eigenschaft (4.4.1) wird nach SIEBERT (1965) im folgenden als *Skalierungseigenschaft* (scaling property) bezeichnet. Es ist klar, daß nicht jedes Ein-Parametermodell¹⁹ auf die Form (4.4.1) gebracht werden kann; in späteren Abschnitten dieses Kapitels werden noch einige Beispiele dafür präsentiert. Für den im vorigen Abschnitt vorgestellten Poissonprozeß wird jedoch sofort klar, daß er die Skalierungseigenschaft (4.4.1) besitzt ($\tilde{f}_0(x) = \exp(-x)$). Weitere Beispiele für ein Modell mit Skalierungseigenschaft werden in den nächsten beiden Abschnitten besprochen.

SIEBERT selbst führte gegen das Konzept der Skalierungseigenschaft als Einwand die mehr oder weniger reizunabhängige Länge der absoluten Refraktärzeit an. Dieser Einwand ist in der hier erfolgten Darstellung gegenstandslos geworden, da die Skalierungseigenschaft auf die Dichtefunktion $\tilde{f}$ und nicht auf die Dichtefunktion f bezogen wurde. Es lassen sich jedoch leicht weitere Einwände finden. Zum Beispiel fanden KIANG und Mitarbeiter (1965) bei der Untersuchung der spontanen Entladungsaktivität von Hörnervenfaseren, daß der Modalwert der Intervallhistogramme relativ konstant zwischen 4 und 7 ms liegt, während die mittlere Entladungsrate zwischen einigen wenigen und 120 Entladungen pro Sekunde variiert (siehe Abb. 14). Dieser Befund ist strenggenommen unvereinbar mit (4.4.1). In Anbetracht der durch (4.4.1) erzielten großen Vereinfachung kann man jedoch in der Praxis über Einwände dieser Art häufig hinwegsehen. SIEBERTs Konzept der Skalierungseigenschaft wird in Abschnitt 4.8 ein anderes, nicht minder einfaches Konzept gegenübergestellt: Das Konzept der Erholungsfunktion.

¹⁹ Die absolute Refraktärzeit x_a wird, wenn in dieser Arbeit von einem n -Parameter-Modell die Rede ist, nicht auf die Anzahl der Parameter angerechnet. Die Anzahl der Parameter ist also immer auf die Funktionen $\tilde{f}, \phi$ usw. bezogen und nicht auf die Funktionen f, ϕ usw.

4.5 Das Modell von Molnar und Pfeiffer

Akzeptiert man SIEBERTs Konzept der Skalierungseigenschaft, so ergibt sich als nächstes die Aufgabe, eine geeignete Funktion $\hat{f}_0$ zu finden. Dazu kann man auf die Arbeit von MOLNAR und PFEIFFER (1968) zurückgreifen. Diese beiden Autoren zeigten, daß sich Intervallhistogramme der spontanen Entladungsaktivität von Hörnervenfaseren in erster Näherung recht gut durch eine Wahrscheinlichkeitsdichtefunktion der Gestalt

$$\hat{f}(x) = \frac{ab}{a-b} \cdot (\exp(-bx) - \exp(-ax)) \quad (4.5.1)$$

beschreiben lassen, wobei a und b positive reelle Zahlen mit $a > b$ sind. Ab einer gewissen mittleren Entladungsrate erwies sich das Verhältnis $\beta := a/b$ als mehr oder weniger konstant ($\beta=3$) und das Zwei-Parameter-Modell der Gleichung (4.5.1) konnte auf das Ein-Parameter-Modell

$$\hat{f}(x) = \frac{a}{\beta-1} (\exp(-ax/\beta) - \exp(-ax)) \quad (4.5.2)$$

mit a als dem einzigen variablen Parameter reduziert werden.

Bevor auf die Skalierungseigenschaft von (4.5.2) eingegangen wird, sollen die zu $\hat{f}$ äquivalenten Funktionen $\hat{G}$ und $\hat{\phi}$ angegeben werden, die man mit (4.2.9) und (4.2.11) leicht berechnet:

$$\hat{G}(x) = \frac{\beta \cdot \exp(-ax/\beta) - \exp(-ax)}{\beta-1} \quad (4.5.3)$$

$$\hat{\phi}(x) = a \frac{1 - \exp(-a(1-1/\beta)x)}{\beta - \exp(-a(1-1/\beta)x)} \quad (4.5.4)$$

Ein Blick auf (4.5.4) zeigt, daß sich $\hat{\phi}(x)$ für $x \rightarrow \infty$ dem Grenzwert a/β nähert. Die Bedingung (4.2.19) ist also erfüllt, und man erhält mit Hilfe von (4.2.18)

$$\tilde{x} = \frac{1+\beta}{a} \quad (4.5.5)$$

In Abb. 40 sind die Funktionen ϕ , f , G , F , k_i ($i \geq 1$) und h graphisch dargestellt. Den Kurven liegen die Parameter $\beta=3$, $a=600/s$ und $x_a=0$ ms zugrunde, die mittlere Entladungsrate beträgt also 150/s. Der wichtigste Unterschied gegenüber dem

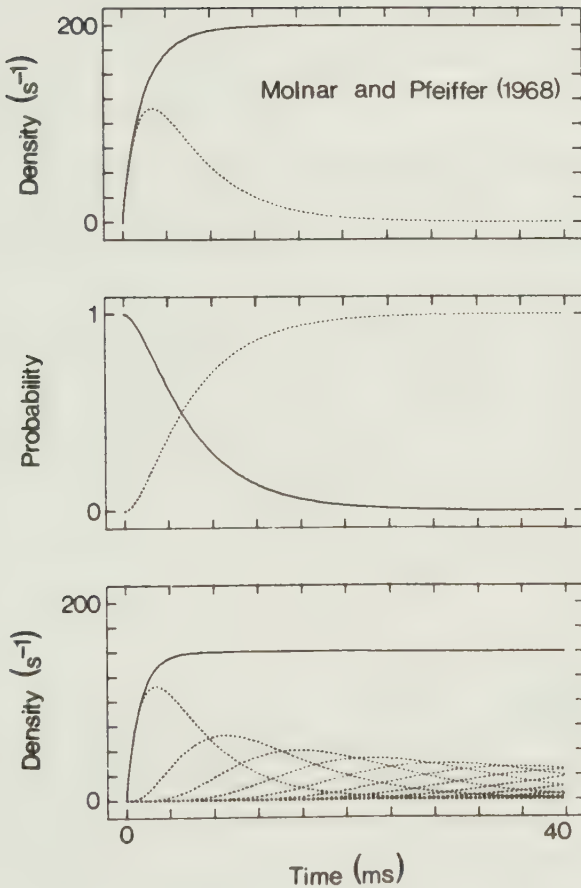


Abb. 40: Das Modell von MOLNAR und PFEIFFER (1968) als ein normaler Erneuerungsprozeß. Der Aufbau der Abbildung entspricht dem Aufbau der Abb. 38. Parameter: $a=600/s$; $b=200/s$; $x_a=0$.

Poissonprozeß (Abb. 4.3.1) besteht im Anfangsteil von ϕ bzw. f . Beim MOLNAR & PFEIFFER-Modell geht die Funktion ϕ monoton gegen einen Grenzwert; die Funktion f wächst zunächst von Null bis zu einem Maximum und geht erst dann langsam in einen exponentiellen Abfall über. Beim Poissonprozeß dagegen ist ϕ sofort nach Ablauf der absoluten Refraktärzeit konstant, während f exponentiell abfällt.

Um zu zeigen, daß das Modell von MOLNAR und PFEIFFER die im letzten Abschnitt definierte Skalierungseigenschaft (4.4.2) besitzt, wird in Gleichung (4.5.2) x durch $\hat{x}\hat{x}$ ersetzt und die Gleichung mit $\hat{x}$ multipliziert. Die so erhaltene Gleichung

$$\hat{f}_0(x) = \hat{x}f(\hat{x}\hat{x}) = \frac{\beta+1}{\beta-1} [\exp(-(1+1/\beta)x) - \exp(-(1+\beta)x)]$$

hängt nicht mehr vom Parameter a ab, die Skalierungseigenschaft ist somit vorhanden.

Es wurde bereits im letzten Abschnitt darauf hingewiesen, daß einparametrische Modelle mit Skalierungseigenschaft den Zusammenhang zwischen dem Modalwert $\hat{x}$, der Dichtefunktion $\hat{f}$ und der mittleren Entladungsrate nicht richtig wiedergeben können. Dies soll am Beispiel des Modells von MOLNAR und PFEIFFER verdeutlicht werden. Zur Zeit $\hat{x}$ hat die erste Ableitung der Dichtefunktion den Wert 0. Im vorliegenden Fall erhält man daher

$$0 = \frac{a}{\beta} \exp(-a\hat{x}/\beta) - a \exp(-a\hat{x}),$$

was nach $\hat{x}$ aufgelöst

$$\hat{x} = \frac{\beta \log \beta}{a(\beta-1)} \quad (4.5.6)$$

ergibt. Aus (4.5.5) und (4.5.6) leitet man die Beziehung

$$\frac{\hat{x}}{\hat{x}} = \frac{\beta^2 - 1}{\beta \log \beta} =: B_0$$

ab. Setzt man nun $\beta=3$, wie von MOLNAR und PFEIFFER angegeben, so erhält B_0 den Wert 2,43. Nimmt man weiter an, daß die absolute Refraktärzeit 1 ms beträgt, so erhält man bei einer mittleren Entladungsrate von 100/s $\hat{x}=9$ ms und $\bar{x}=3,7$ ms; addiert man die absolute Refraktärzeit, so erhält man mit 4,7 ms einen Wert für den Modalwert von f , der innerhalb des von KIANG angegebenen Bereichs (siehe Abb. 14) liegt. Die gleichen Überlegungen führen jedoch bei einer mittleren Entladungsrate von nur 10/s zu $\bar{x}=41$ ms; dieser Wert liegt völlig außerhalb des experimentell gefundenen Bereiches. Um bei dieser mittleren Entladungsrate zumindest an den Rand des von KIANG angegebenen Bereiches zu gelangen, muß β etwa in der Größenordnung von 50 liegen:

Für $\beta=50$ erhält man $\beta_0=12,8$, und mit $\tilde{x}=99$ ms ergibt sich $\bar{x}=7.7$ ms.²⁰

4.6 Das Modell von Mastebroek

Das MASTEBROEK-Modell (MASTEBROEK, 1974; GESTRI et al., 1980) beschreibt die stochastische Aktivität einer Nervenfasern im visuellen System der Schweißfliege und ist auf eine Hörnervenfasern nicht ohne weiteres übertragbar. Wegen der bemerkenswerten Form seiner altersabhängigen Ausfallrate ϕ soll es hier dennoch kurz erwähnt werden. Die Dichtefunktion f des Modells ist gegeben durch

$$f(x) = \alpha \cdot \chi(a, b, x) + (1-\alpha) \cdot \chi(c, b, x) , \quad (4.6.1)$$

$$\chi(a, b, x) = a(1+a/b) \cdot \exp(-ax) \cdot (1-\exp(-bx)) . \quad (4.6.2)$$

Für den Erwartungswert $\tilde{x}$ ergibt sich daraus (siehe MASTEBROEK, 1974)

$$\tilde{x} = \alpha \cdot \left(\frac{1}{a} + \frac{1}{a+b} \right) + (1-\alpha) \cdot \left(\frac{1}{c} + \frac{1}{c+b} \right) . \quad (4.6.3)$$

In Abb. 41 sind die Funktionen f , ϕ , F , G , k_i ($i \geq 1$) und h des Modells dargestellt. Ein Vergleich mit dem zuvor beschriebenen MOLNAR&PFEIFFER-Modell zeigt auf den ersten Blick, daß die altersabhängige Ausfallrate ϕ in den beiden Fällen grundverschieden ist: Im MOLNAR&PFEIFFER-Modell ist ϕ eine monotone Funktion, im MASTEBROEK-Modell ist ϕ nichtmonoton mit einem deutlich ausgeprägten Maximum. Natürlich zeigen sich auch bei der Dichtefunktion f gewisse Unterschiede; diese Unterschiede sind aber nicht so offensichtlich wie bei der altersabhängigen Ausfallrate.

Setzt man $b=\beta a$, $c=\gamma a$ und faßt α, β, γ als Konstanten auf, so reduziert sich das vierparametrische Modell auf ein einparametrisches Modell mit a als dem einzigen freien Parameter. Man kann leicht zeigen, daß dieses einparametrische

²⁰ Der Vollständigkeit halber sei noch darauf hingewiesen, daß für $\beta > 1$ der Wert von β_0 niemals kleiner als 2 werden kann (der Wert 2 wird im Grenzfall $\beta \rightarrow 1$ angenommen); das mittlere Entladungsintervall abzüglich der absoluten Refraktärzeit ist im Modell von MOLNAR und PFEIFFER also mindestens doppelt so groß wie der Modalwert der Dichtefunktion abzüglich der absoluten Refraktärzeit.

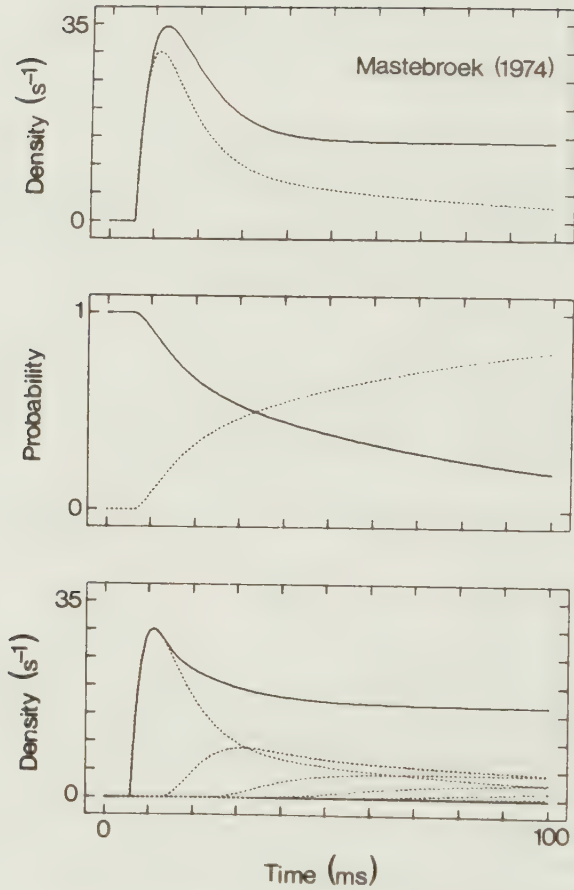


Abb. 41: Das Modell von MASTEBROEK (1974) als ein normaler Erneuerungsprozeß. Der Aufbau der Abbildung entspricht dem Aufbau der Abb. 38. Parameter: $\alpha=0,33$; $a=138/s$; $b=190/s$; $c=14/s$; $x_a=6$ ms.

Modell die Skalierungseigenschaft besitzt (siehe MASTEBROEK, 1974).

4.7 Das "Random-Walk"-Modell von Gerstein und Mandelbrot

Das Modell von GERSTEIN und MANDELBROT (1964) läßt sich vereinfacht folgendermaßen umreißen: Eine Zustandsvariable Z , die als Membranpotential interpretiert werden kann, nimmt Werte zwischen einem Ruhepotential r und einem Schwellenpotential s an. Beim Übergang von der Zeit t zur Zeit $t+\Delta t$ erhöht sich der Wert von Z um den Betrag Δ mit der Wahrscheinlichkeit p und erniedrigt sich um den gleichen Betrag mit der Wahrscheinlichkeit $1-p$. Wenn Z den Schwellenwert s erreicht, tritt per definitionem das Ereignis "Entladung" ein und der Wert von Z wird auf den Ruhewert r zurückgesetzt. Einen solchen stochastischen Prozeß bezeichnet man als eindimensionalen "Random-Walk". Für $\Delta \rightarrow 0$, $\Delta t \rightarrow 0$ geht ein solcher "Random-Walk" über in einen Diffusionsprozeß (siehe z.B. COX und MILLER, 1965; HOLDEN, 1976).

Für die Verteilung des Intervalls zwischen zwei aufeinanderfolgenden Entladungen erhielten GERSTEIN und MANDELBROT die Dichtefunktion

$$\tilde{f}(x) = \sqrt{a/\pi} \exp(-2\sqrt{ab}) \cdot x^{-3/2} \exp(-a/x - bx) \quad (4.7.1)$$

mit den beiden Modellparametern a und b .²¹ Da für $\tilde{f}$ keine Stammfunktion bekannt ist, kann auch für $\tilde{\phi}$ keine explizite Formel angegeben werden. Man überzeugt sich jedoch leicht (Regeln von l'HOSPITAL: siehe Lehrbücher der Infinitesimalrechnung), daß

$$\lim_{x \rightarrow \infty} \tilde{\phi}(x) = b \quad (4.7.2)$$

gilt.

Das Erscheinungsbild des Modells hängt stark von den beiden Parametern a und b ab. Abbildung 42 hat Ähnlichkeit mit Abb. 41; die nichtmonotonen Eigenschaften der Funktion ϕ sind jedoch in Abb. 42 wesentlich stärker ausgeprägt.

²¹ Der von GERSTEIN und MANDELBROT nicht explizit angegebene Proportionalitätsfaktor läßt sich leicht erhalten, indem man den Übergang von der Gleichung (9) zur Gleichung (10) ihrer Arbeit nachvollzieht.

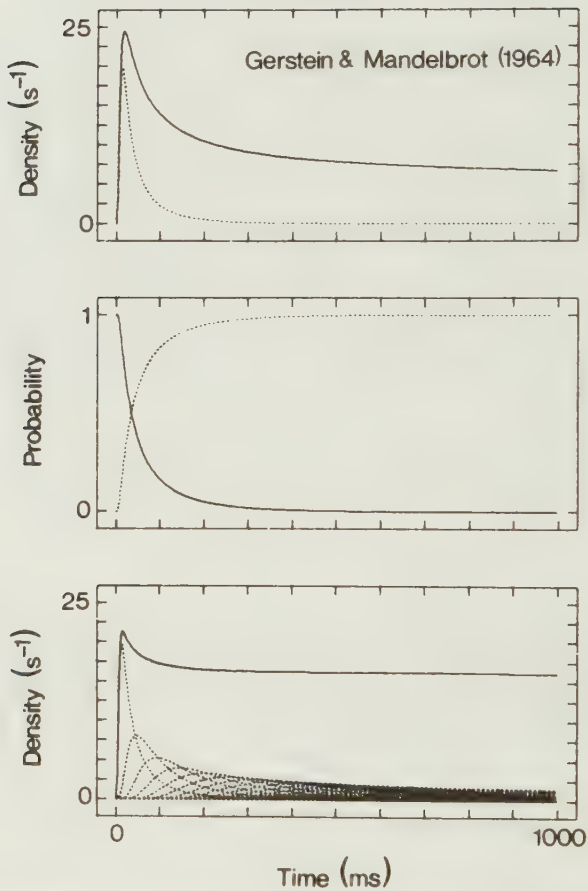


Abb. 42: Das Modell von GERSTEIN und MANDELBROT (1964) als ein normaler Erneuerungsprozeß. Der Aufbau der Abbildung entspricht dem Aufbau der Abb. 38. Parameter: $a=0,021s$; $b=5,5/s$; $x_a=0$.

Man beachte, daß ϕ am Ende des dargestellten Zeitausschnittes noch deutlich von seinem Grenzwert ($5/s$) entfernt ist. Völlig andere Eigenschaften kommen in Abb. 43 zum Ausdruck. Zu Beginn findet man eine Periode mit

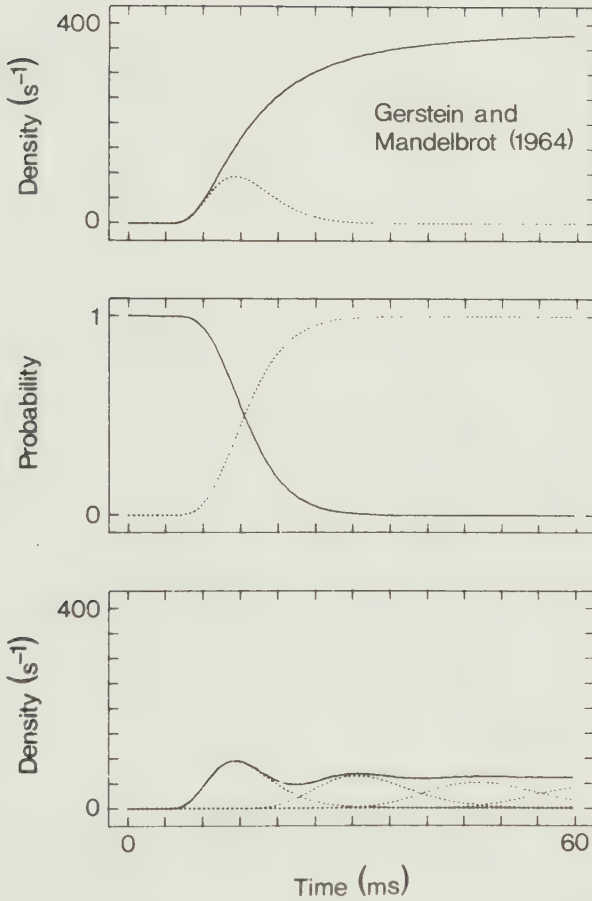


Abb. 43: Das Modell von GERSTEIN und MANDELBROT (1964) als ein normaler Erneuerungsprozeß. Der Aufbau der Abbildung entspricht dem Aufbau der Abb. 38. Parameter: $a=0,1s$; $b=380/s$; $x_a=0$.

extrem niedriger Entladungswahrscheinlichkeit (man beachte, daß hier nicht explizit eine absolute Refraktärzeit vorgegeben wurde). Betrachtet man die Dichtefunktion f , so fällt die vergleichsweise große Symmetrie auf.

4.8 Das Konzept der Erholungsfunktion

Im Zusammenhang mit Nervenfasarentladungen ist in der Literatur bisher der Wahrscheinlichkeitsdichtefunktion f weit größere Aufmerksamkeit geschenkt worden als den drei äquivalenten Funktionen F , G und ϕ . Dies ist nicht verwunderlich, wenn man bedenkt, daß es im Experiment am einfachsten ist, zunächst eine Näherung für die Dichte f zu finden, das Intervallhistogramm, und erst dann - bei Bedarf - aus der Näherung für f die drei äquivalenten Funktionen zu bestimmen. Hieraus darf jedoch nicht der Schluß gezogen werden, daß die Dichtefunktion f am besten zur Charakterisierung der Entladungseigenschaften einer Nervenfaser geeignet ist. Was als geeignetste Beschreibung anzusehen ist, hängt vielmehr von der Art und Weise ab, wie das Entladungsphänomen betrachtet wird. Stellt man die experimentell erhaltene Entladungsfolge in den Vordergrund, so mag die Dichtefunktion f tatsächlich die größte Anschaulichkeit besitzen. Will man jedoch aus den Eigenschaften der Entladungsfolge Rückschlüsse auf die Eigenschaften der für die Entladungen verantwortlichen Strukturen ziehen, so bietet sich eine eingehende Analyse der altersabhängigen Ausfallrate ϕ an, denn die durch die Funktion ϕ beschriebene Abhängigkeit der Entladungswahrscheinlichkeit vom zeitlichen Abstand der vorhergehenden Entladung spiegelt Erholungsvorgänge in diesen Strukturen wieder. Es liegt auf der Hand, daß die Funktion ϕ auch bei der Modellentwicklung große Vorteile gegenüber der Funktion f bietet.

Die Form der Funktion ϕ scheint bei Reizung mit hochfrequenten Dauertönen (>5 kHz) für alle Hörnervenfasern - unabhängig von der Intensität - ähnlich zu sein (LÜTKENHÖNER et al., 1980b). Diese Schlußfolgerung wird nahegelegt durch experimentelle Daten von GRAY (1966, 1967).²² In erster Näherung können alle von GRAY veröffentlichten altersabhängigen Ausfallraten ϕ bzw. $\hat{\phi}$ durch geeignete Skalierung der Ordinatenachse auf eine feste, reizunabhängige Funktion ϕ_0 bzw. $\hat{\phi}_0$ zurückgeführt werden.

²² GRAYs Messungen wurden inzwischen von GAUMOND, MOLNAR und KIM (1978) bestätigt, die feststellten, daß sich die altersabhängige Ausfallrate bei Spontanaktivität und bei Reizung mit hochfrequenten Sinustönen (>5 kHz) nur um einen Proportionalitätsfaktor unterscheiden.

Es ist also näherungsweise

$$\phi(x) = a \cdot \phi_0(x) \quad (4.8.1)$$

bzw.

$$\tilde{\phi}(x) = a \cdot \tilde{\phi}_0(x) , \quad (4.8.2)$$

wobei ϕ_0 bzw. $\tilde{\phi}_0$ die reizunabhängige Funktion und a ein reizabhängiger Parameter ist. Die Funktion ϕ_0 wird geschickterweise so gewählt, daß sie für $x \rightarrow \infty$ den Wert 1 annimmt. Der Parameter a gibt dann die Entladungsdichte für den Fall an, daß die letzte Entladung "unendlich" lange zurückliegt, die für die Entladung verantwortlichen Strukturen sich also vollständig erholt haben (RP-Dichte; vgl. Abschnitt 2.2.4). Die Funktion ϕ_0 bzw. $\tilde{\phi}_0$ soll *Erholungsfunktion* (recovery function) genannt werden. Die Annahme, die (4.8.1) bzw. (4.8.2) zugrundeliegt, wird im folgenden als *Konzept der Erholungsfunktion* bezeichnet. Das auf die altersabhängige Ausfallrate ϕ bezogene Konzept der Erholungsfunktion stellt das Analogon zu dem auf die Wahrscheinlichkeitsdichtefunktion f bezogenen Konzept der Skalierungseigenschaft (siehe Abschnitt 4.4) dar.

Aus GRAYs Daten wurden die in der Abb. 44 dargestellten Schätzungen für einige Funktionswerte von ϕ_0 abgeleitet (durch Sterne gekennzeichnete Datenpunkte). Die Funktion ϕ_0 betreffend kann man aus diesen Daten den Schluß ziehen, daß nach Ablauf einer absoluten Refraktärzeit zunächst ein rascher Anstieg eintritt, bis bei ungefähr 3 ms ein Wert von 0,7-0,8 erreicht wird. Danach nähert sich die Funktion asymptotisch dem Wert 1. Die in den Schätzungen mit wachsender Zeit zum Ausdruck kommenden zunehmenden Schwankungen sind durch die geringe relative Häufigkeit langer Entladungsintervalle bedingt.

Den Histogrammen, die zur Berechnung der in der Abb. 44 dargestellten Schätzwerte herangezogen wurden, liegt eine Klassenbreite von 0,5 ms zugrunde. Dieses geringe zeitliche Auflösungsvermögen hat zur Folge, daß insbesondere der Anfangsteil der Funktion ϕ_0 , der besonders schnelle Änderungen des Kurvenverlaufs zeigt, nur unsicher bestimmt werden kann. So läßt sich aus

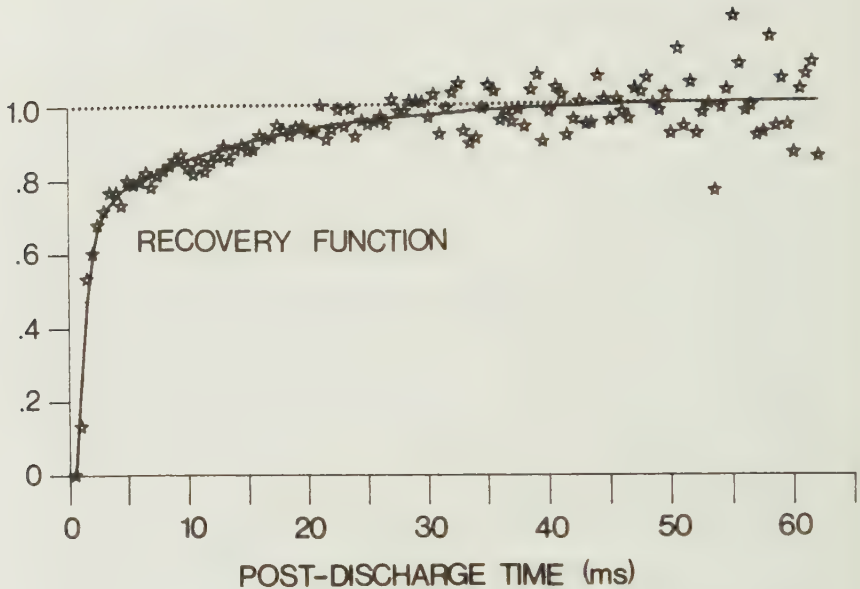


Abb. 44: Erholungsfunktion einer Hörnervenfaser. Die eingetragenen Datenpunkte gehen auf experimentelle Untersuchungen von GRAY (1966) zurück.

der dargestellten Kurve die absolute Refraktärzeit betreffend nur der Schluß ziehen, daß sie mindestens 0.5 ms und höchstens 1 ms beträgt. Genauer läßt sich die Dauer der absoluten Refraktärzeit aus den von ROSE et al. (1967, 1968) veröffentlichten Intervallhistogrammen bestimmen, die sich durch eine bedeutend kleinere Klassenbreite auszeichnen. Aus diesen Daten ergibt sich für die absolute Refraktärzeit eine Dauer von 0.7-0.8 ms. Der weitere Verlauf der von ROSE et al. veröffentlichten Intervallhistogramme ist in diesem Zusammenhang nicht verwertbar, da die Histogramme mit niederfrequenten Tonreizen (<5 kHz) gewonnen wurden. RUGGERO (1973) gab für die absolute Refraktärzeit eine Dauer von 0.8 ms an.²³

²³ Völlig aus dem Rahmen fallen die absoluten Refraktärzeiten von 1-4 ms, die KOHLÖFFEL (1975) von den im Spiralganglion befindlichen Zellkörpern der primären Neurone der Hörbahn (deren Fortsätze die Hörnervenfaser sind) erhalten hat. Möglicherweise sind die Unterschiede durch die schwerwiegenden experimentellen Eingriffe, die mit der Ableitung vom Spiralganglion verbunden sind (z.B. Eröffnung des runden Fensters), zu erklären.

Der langsame, asymptotische Verlauf der Funktion $\tilde{\phi}_0$ für $x \rightarrow \infty$ kann durch die Funktion

$$\tilde{\phi}_0(x) = 1 - b \cdot \exp(-x/\tau) \quad (4.8.3)$$

approximiert werden, wobei b einen Wert von ungefähr 0,4 und τ einen Wert von ungefähr 10 ms hat (LÜTKENHÖNER et al., 1980b). Die gesamte Erholungsfunktion läßt sich besser durch die Funktion

$$\tilde{\phi}_0(x) = (1 - b \cdot \exp(-x/\tau_1)) \cdot (1 - \exp(-x/\tau_2)) \quad (4.8.4)$$

beschreiben. Die in der Abb. 4.8.1 dargestellte Kurve wurde durch Anpassung der Funktion (4.8.4) an die in der gleichen Abbildung dargestellten Datenpunkte erhalten (mit Hilfe eines nichtlinearen "Least-Squares-Fit"-Programm). Für die absolute Refraktärzeit x_a wurde ein Wert von 0,8 ms angenommen; für b wurde der Wert 0,31, für τ_1 der Wert 13,2 ms und für τ_2 der Wert 0,72 ms erhalten.

Die Idee, Refraktäreigenschaften in Form einer Erholungsfunktion in ein Modell einzubringen, ist nicht neu. Sie wurde bereits von DUIFHUIS (1972) vorgestellt und zwei Jahre später auch von SCHROEDER und HALL (1974) angewandt.²⁴ Der Bezug zur Erneuerungstheorie wurde jedoch von diesen Autoren entweder gar nicht (SCHROEDER und HALL beschränken sich auf eine Monte-Carlo-Simulation) oder nur in Ansätzen (DUIFHUIS) hergestellt. Außerdem wurde in beiden Fällen eine relativ willkürlich gewählte Erholungsfunktion verwandt. Eine ähnliche Idee wie das hier besprochene Konzept der Erholungsfunktion stammt von OONO und SUJAKU (1974). Diese beiden Autoren haben die altersabhängige Ausfallrate ϕ in Beziehung zu einer *Schwellenfunktion* θ gesetzt durch die Annahme²⁵

$$\phi(x) = \max \{0, a - \theta(x)\} . \quad (4.8.5)$$

²⁴Darüber hinaus erschien jüngst eine Arbeit von TEICH und DIAMENT (1980), in der im Zusammenhang mit der visuellen Informationsverarbeitung die Erholungsfunktion $\phi_0(x) = x^2/(1+x^2)$ untersucht wurde.

²⁵In der Originalarbeit von OONO und SUJAKU wird das Modell etwas allgemeiner (Zeitabhängigkeit des Parameters a) eingeführt.

Für θ wählen sie die Funktion

$$\theta(x) = \begin{cases} \infty & \text{für } 0 \leq x < x_{\infty} \\ c \exp(-(x-x_{\infty})/\tau) & \text{für } x \geq x_{\infty} \end{cases} \quad (4.8.6)$$

wobei c , τ und x_{∞} vorgegebene, feste Modellparameter sind. Wie man sich leicht überlegt, beträgt die absolute Refraktärzeit in diesem Falle

$$x_a = x_{\infty} + \begin{cases} 0 & \text{für } c \leq a \\ \tau \log\left(\frac{c}{a}\right) & \text{für } c > a \end{cases} \quad (4.8.7)$$

Man erhält somit für $c \leq a$

$$\tilde{\phi}(x) = \phi(x+x_a) = a - c \exp(-x/\tau)$$

und für $c > a$

$$\tilde{\phi}(x) = \phi(x+x_a) = a \cdot (1 - \exp(-x/\tau)) ;$$

das ursprünglich dreiparametrische Modell degeneriert also im letzten Fall zu einem zweiparametrischen Modell. In beiden Fällen hat $\tilde{\phi}$ die Gestalt (4.8.3), eine gesonderte Behandlung des Modells von OONO und SUJAKU erübrigt sich also. Grundsätzlich erscheint der Ansatz, Refraktäreigenschaften mit Hilfe einer Schwellencharakteristik θ in ein erneuerungstheoretisches Modell einzubringen, keine Vorteile gegenüber dem Konzept der Erholungsfunktion zu bringen. Im Gegenteil: Während das Konzept der Erholungsfunktion eine strenge Trennung in einen reizabhängigen Parameter a und eine reizunabhängige Funktion ϕ_0 gewährleistet, kann die Schwellenfunktion θ des Modells von OONO und SUJAKU nicht unabhängig vom reizabhängigen Parameter a festgelegt werden. Dies wird sofort aus (4.8.7) deutlich, wenn man bedenkt, daß aufgrund der vorliegenden experimentellen Daten eine von den Reizbedingungen unabhängige, konstante absolute Refraktärzeit gefordert werden muß.

4.9 Exponentieller Verlauf der Erholungsfunktion

Von den bisher in diesem Kapitel vorgestellten Beispielen genügt allein der in Abschnitt 4.3 behandelte Poissonprozeß dem Konzept der Erholungsfunktion. Das tatsächliche Entladungsverhalten einer Hörnervenfaser weicht jedoch beträchtlich von einem Poissonprozeß ab. Soweit diese Abweichungen das Intervallhistogramm betreffen, wurden sie bereits ausführlich diskutiert. Auch in der altersabhängigen Ausfallrate ϕ sind jedoch erhebliche Abweichungen festzustellen; man vergleiche dazu Abb. 38 und 44. Beim Poissonprozeß mit Totzeit ($\tilde{\phi}_0 \equiv 1$) ist der Erholungsvorgang mit Ablauf der Totzeit beendet. In der physiologischen Terminologie bedeutet dies das Fehlen einer relativen Refraktärzeit. Bei einer Hörnervenfaser dagegen folgt auf die absolute Refraktärzeit eine relative Refraktärzeit von etwa 20 ms Dauer (siehe Abb. 44), in der sich die Entladungswahrscheinlichkeit langsam einem Grenzwert, der Entladungswahrscheinlichkeit nach völliger Erholung von der vorhergehenden Entladung (recovered probability), nähert.

Im vorangegangenen Abschnitt wurde eine Funktion angegeben (Gleichung 4.8.4), die recht gut den Verlauf der in Abb. 44 dargestellten Erholungsfunktion einer Hörnervenfaser wiedergibt. Auf eine analytische Untersuchung des durch diese Funktion definierten Erneuerungsprozesses in der Weise, wie sie oben für den Poissonprozeß durchgeführt wurde, soll jedoch verzichtet werden, da eine solche Untersuchung - verglichen mit dem zu erzielenden Nutzen - zu aufwendig ist. Stattdessen werden dazu im nächsten Abschnitt einige numerische Untersuchungen vorgestellt. Um nicht ganz auf die analytische Untersuchung eines nichttrivialen (d.h. eines nicht mit dem Poissonprozeß identischen), auf dem Konzept der Erholungsfunktion beruhenden Modells zu verzichten, soll im folgenden der zu der Erholungsfunktion (4.8.3) gehörige Erneuerungsprozeß diskutiert werden. Bekanntlich wird der Erholungsverlauf einer Hörnervenfaser sowohl für sehr kleine, als auch für sehr große Werte von x durch eben diese Funktion beschrieben (siehe Abschnitt 4.8). Trotz erheblicher Abweichungen für "mittelgroße" Werte von x ist eine Untersuchung gerade dieser Funktion also durchaus naheliegend. Eine weitere Rechtfertigung dafür, gerade den Erneuerungsprozeß mit der Erholungsfunktion (4.8.3) näher zu untersuchen, ergibt sich daraus, daß die von SCHROEDER und HALL (1974) benutzte Erholungsfunktion einen Spezialfall von (4.8.3) darstellt ($b=1$) und auch das Modell von OONO und SUJAKU (1974) auf diesen

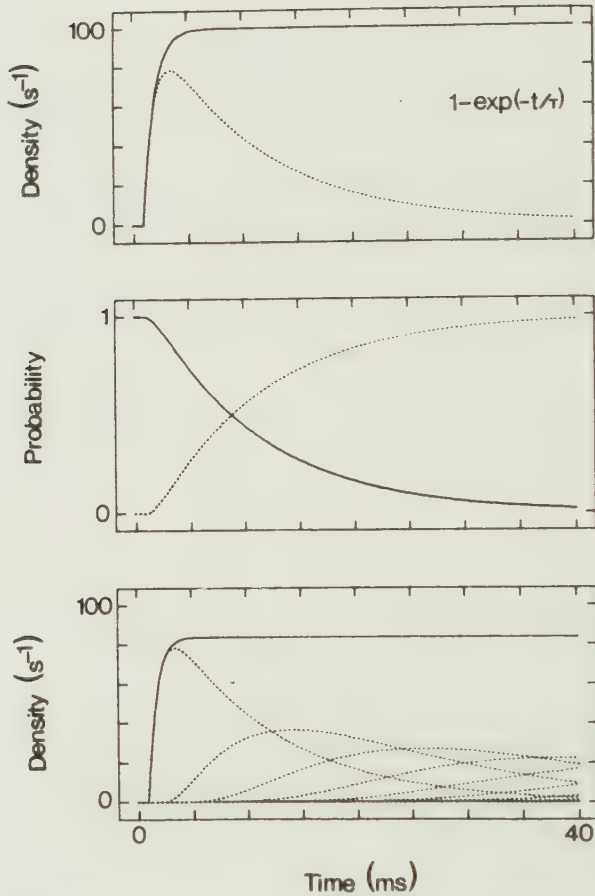


Abb. 4c: Normaler Erneuerungsprozeß mit exponentiell verlaufender Erholungs-
funktion. Der Aufbau der Abbildung entspricht dem Aufbau der
Abb. 38. Parameter: $a=100/s$; $b=1$; $\tau=1ms$; $x_a=1ms$.

Erneuerungsprozeß zurückgeführt werden kann (siehe Abschnitt 4.8).

Um einen besseren Vergleich mit den weiter oben behandelten Beispielen zu ermöglichen, sollen zunächst die zu $\tilde{\phi}$ äquivalenten Funktionen $\tilde{\gamma}$ und $\tilde{G}$ angegeben werden. Setzt man (4.8.3) ein in (4.2.12) bzw. (4.2.13), so ergibt

sich

$$G(x) = \exp(ab\tau) \cdot \exp[-ax - ab\tau \cdot \exp(-x/\tau)] \quad (4.9.1)$$

$$f(x) = a \cdot \exp(ab\tau) \cdot (1 - b \cdot \exp(-x/\tau)) \cdot \exp[-ax - ab\tau \cdot \exp(-x/\tau)] \quad (4.9.2)$$

Eine graphische Darstellung der Funktionen ϕ , f , G , F , h sowie k_i ($i \geq 1$) findet man in Abb. 45. Als Parameter wurden gewählt: $a=100/s$, $b=1$, $\tau=1ms$.

Man sieht, daß recht einfache Funktionen $\tilde{\phi}$ zu äußerst unhandlichen Funktionen $\tilde{f}$ bzw. $\tilde{G}$ führen. Die Berechnung des Modalwertes $\bar{x}$ von $\tilde{f}$ ist noch vergleichsweise einfach. Wie in Anhang A gezeigt wird, erhält man für kleine Werte $a\tau$ die Näherungsformel

$$\bar{x} \approx -\tau \cdot \log\left(\frac{a\tau}{b}\right) \quad (4.9.3)$$

Wählt man $b=1$ und $\tau=1ms$, so erhält man daraus für $a\tau=0,1$ (entsprechend einer mittleren Entladungsrate von größenordnungsmäßig 100/s) $\bar{x} \approx 2,3$ ms. Für $a\tau=0,01$ bzw. $a\tau=0,001$ (entsprechend einer mittleren Entladungsrate von etwa 10 bzw. 1/s) ergibt sich $\bar{x} \approx 4,6$ ms bzw. $\bar{x} \approx 6,9$ ms. Addiert man zu diesen Werten von $\bar{x}$ noch eine absolute Refraktärzeit von knapp 1 ms, so liegen die erhaltenen Werte verblüffend genau in dem Bereich, der von KIANG et al. (1965) für den Modalwert eines Intervallhistogramms angegeben wurde (4-7 ms: siehe Abb. 14). Auch der Trend, daß der Modalwert mit abnehmender Entladungsrate zunimmt, wird korrekt nachgeahmt. Es sei hier noch einmal daran erinnert, daß das in Abschnitt 4.4 beschriebene Konzept der Skalierungseigenschaft in diesem Punkte völlig versagt.

Die Berechnung des Erwartungswertes $\tilde{x}$ stellt schon ein wesentlich schwierigeres Problem dar. An dieser Stelle soll nur eine Näherungsformel für den Fall $b=1$ angegeben werden:

$$\tilde{x} \approx \frac{1}{a} (2 - \exp(-a\tau)) \quad (4.9.4)$$

Diese Gleichung ist für $a\tau \ll 1$ ziemlich genau, aber selbst dann, wenn $a\tau$ in der Größenordnung von 1 liegt, ist die Formel noch recht brauchbar.

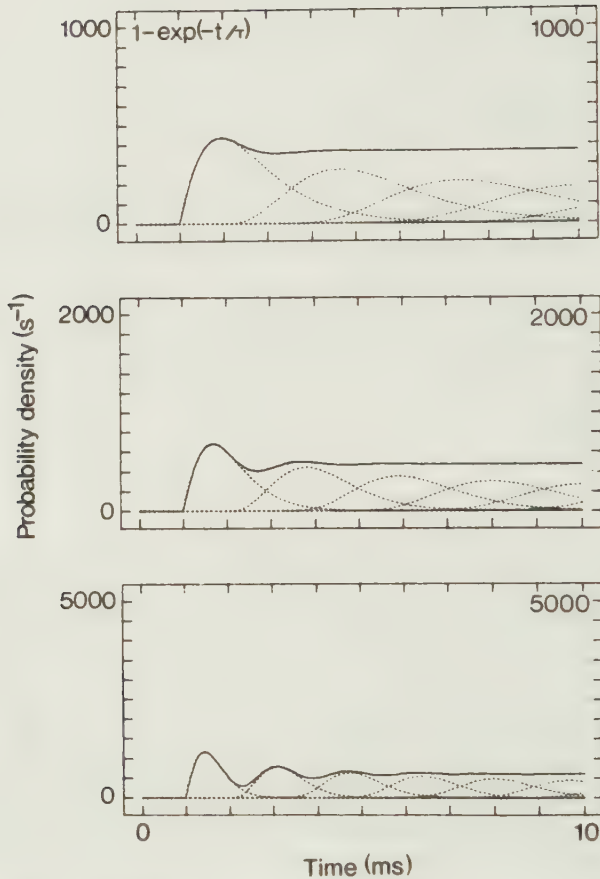


Abb. 46: Normaler Erneuerungsprozeß mit exponentiell verlaufender Erholungsfunktion. Der Aufbau der Abbildung entspricht dem Aufbau der Abb. 3. Parameter: $a=1000-5000/s$ (siehe Zahl in der rechten oberen Ecke eines jeden Diagramms); $b=1$; $\tau=1ms$; $\alpha_a=1ms$.

Die Herleitung der exakten Lösung sowie die Ableitung der Näherungsformel (4.9.4) findet man neben vielen anderen Details im Anhang A.

Zum Schluß dieses Abschnittes soll noch kurz dargelegt werden, wie sehr die Form der Erneuerungsfunktion h von der Höhe des Parameters a abhängt.

In der Abb. 46 sind die Funktionen $k_i (i \geq 1)$ zusammen mit der zugehörigen Erneuerungsichte h für drei verschiedene Werte von a (1000, 2000, 5000/s) dargestellt. Die Parameter b und τ sind gegenüber der vorhergehenden Abbildung unverändert. Während die Erneuerungsichtefunktion h für $a=100/s$ noch einen monotonen Verlauf aufweist (siehe Abb. 45), steigt sie nun in allen drei Fällen nach Ablauf der absoluten Refraktärzeit bis zu einem Maximum an, um sich im Anschluß daran in Form einer gedämpften Schwingung der mittleren Entladungsrate zu nähern. Die auf das Maximum folgende Schwingung ist umso stärker ausgeprägt, je größer der Betrag von a ist.

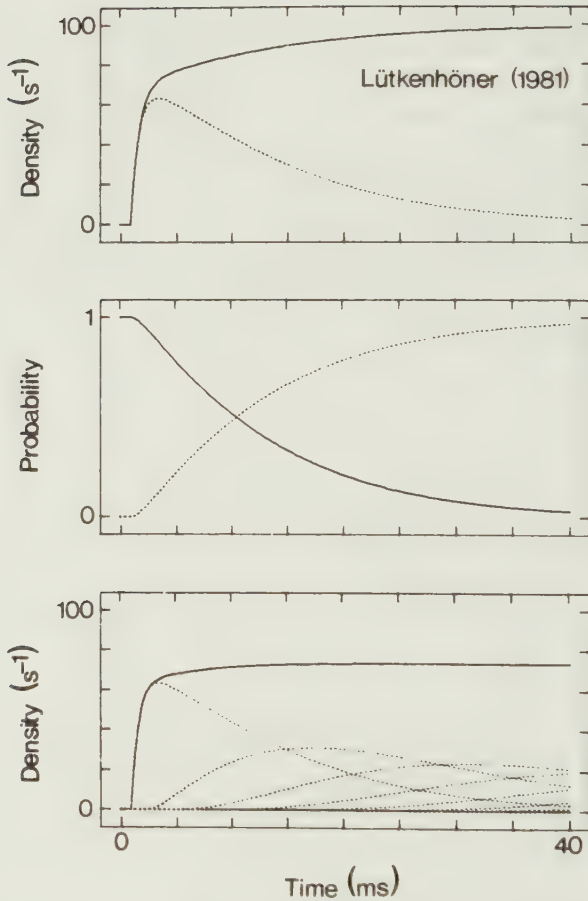


Abb. 47: Normaler Erneuerungsprozeß, Erholungsfunktion mit zwei Zeitkonstanten. Der Aufbau der Abbildung entspricht dem Aufbau der Abb. 38. Parameter: $a=100/s$; $b=0,31$; $\tau_1=13,2ms$; $\tau_2=0,72ms$; $x_a=0,8ms$.

4.10 Erholungsfunktion mit zwei Zeitkonstanten

Die soeben untersuchte Erholungsfunktion zeigt - wie in Abschnitt 4.8 dargestellt wurde - gegenüber der tatsächlichen Erholungsfunktion einer Hörnervenfaser erhebliche Abweichungen. In diesem Abschnitt soll nun kurz die an die vorliegenden Hörnervenfaserdaten vorzüglich angepaßte Erholungsfunktion (4.8.) betrachtet werden.

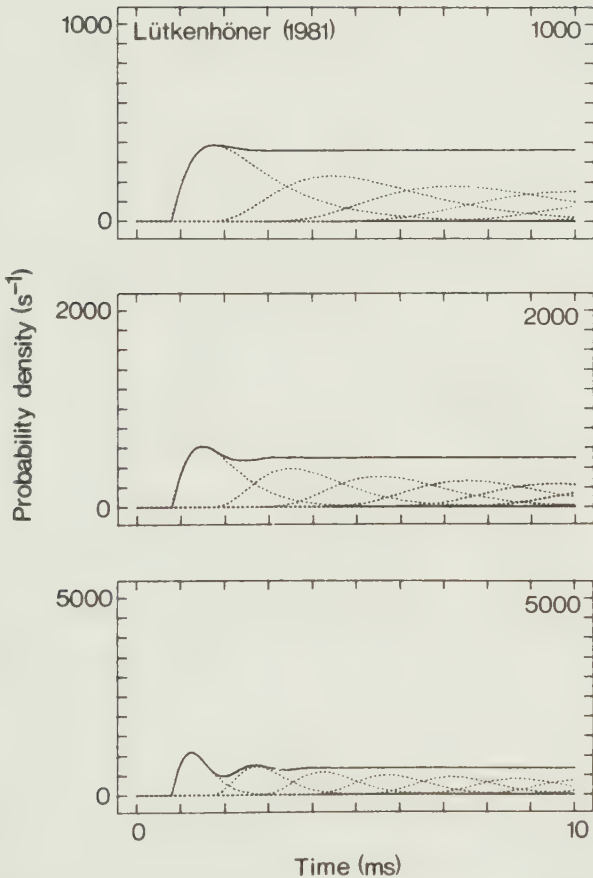


Abb. 48: Normaler Erneuerungsprozeß, Erholungsfunktion mit zwei Zeitkonstanten. Der Aufbau der Abbildung entspricht dem Aufbau der Abb. 39. Parameter: $a=1000-5000/s$ (siehe Zahl in der rechten oberen Ecke eines jeden Diagramms); $b=0,31$; $\tau_1=13,2ms$; $\tau_2=0,72ms$; $\alpha=0,8ms$.

Setzt man in die Gleichung (4.8.4) die in Abschnitt 4.8 angegebenen Werte für b , τ_1 und τ_2 ein, so macht sich für $a=100/s$ in den Funktionen $k_i (i \geq 1)$ und h kaum ein Unterschied gegenüber den entsprechenden Funktionen, die im vorigen Abschnitt erhalten wurden, bemerkbar (siehe Abb. 47). Bei hohen Werten von a (siehe Abb. 48) ist dagegen ein etwas weniger ausgeprägtes Schwingungsphänomen in der graphischen Darstellung der Funktion h zu registrieren.

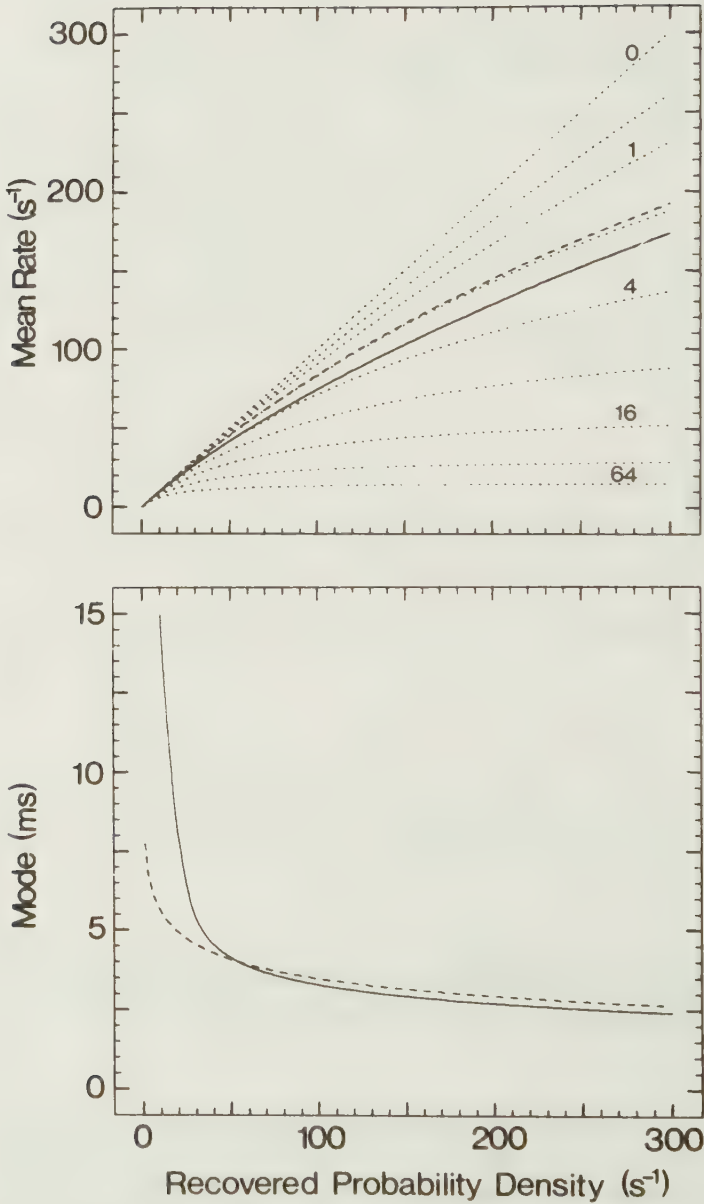


Abb. 49: Mittlere Entladungsrate und Modalwert der Dichtefunktion in Abhängigkeit von der RP-Dichte. Durchgezogene Kurve: Erholungsfunktion (4.8.4), Parameter wie in Abb. 47. Gestrichelte Kurve: Erholungsfunktion (4.8.3), Parameter wie in Abb. 45. In der oberen Darstellung wurden zum Vergleich die entsprechenden Kurven eines Poissonprozesses mit Totzeit (0-64ms, siehe die in der Abbildung angegebenen Zahlen) punktiert eingezeichnet.

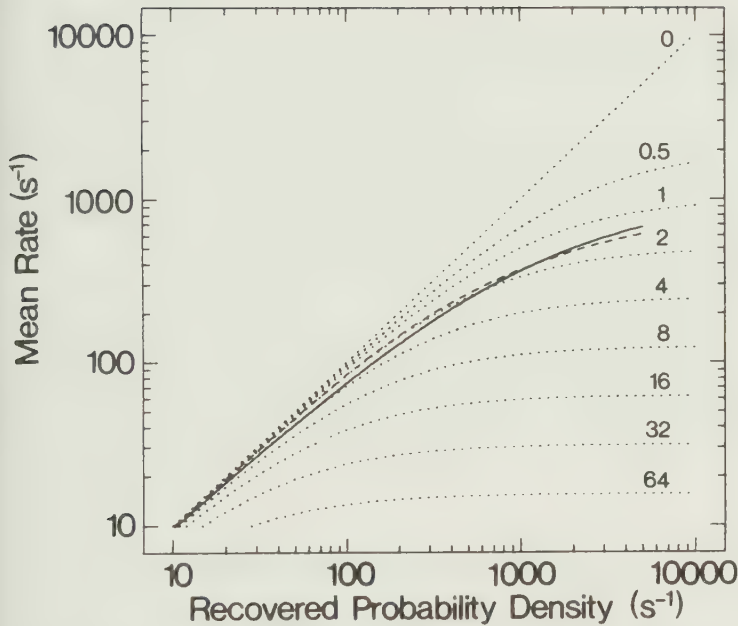


Abb. 50: Mittlere Entladungsrate in Abhängigkeit von der RP-Dichte. Im Gegensatz zur vorigen Abbildung wurde hier ein logarithmischer Maßstab gewählt.

In der Abb. 49 ist sowohl für den in diesem Abschnitt (durchgezogene Kurve) als auch für den im letzten Abschnitt untersuchten Erneuerungsprozeß (gestrichelte Kurve) die mittlere Entladungsrate und der Modalwert der Dichtefunktion f als Funktion der RP-Dichte a dargestellt. Zum Vergleich wurden als punktierte Kurven auch die mittleren Entladungsraten des in Abschnitt 4.3 behandelten Poissonprozesses für eine Reihe von Totzeiten eingezeichnet. Auch in dieser Abbildung zeigen sich nur geringe Unterschiede zwischen dem hier und dem im vorigen Abschnitt betrachteten Erneuerungsprozeß. Der größte Unterschied zeigt sich in der Größe des Modalwertes für $a < 30/s$; eine Deutung dafür wird in Abschnitt 7.2 gegeben. Ergänzend zeigt die Abb. 50 die Beziehung zwischen dem Parameter a und der mittleren Entladungsrate in einer logarithmischen Darstellung und für einen größeren Bereich von Werten.

5. VON DER ERHOLUNGSFUNKTION ZUM PROBABILISTISCHEN ENCODER

Die Erneuerungstheorie, mit der im vorangegangenen Kapitel vertraut gemacht wurde, kann nur unter einigen besonders einfachen Reizbedingungen (z.B. Spontanaktivität, hochfrequente Dauertonreizung) zur Beschreibung des Entladungsverhaltens einer Hörnervenfaser herangezogen werden. In diesem Abschnitt soll dargelegt werden, wie sich die vorgestellten erneuerungstheoretischen Ideen, speziell das Konzept der Erholungsfunktion, zu einem vollwertigen (d.h. einem auch für zeitabhängige Eingangsgrößen gültigen) probabilistischen Encoder verallgemeinern lassen. Darüber hinaus werden für einige einfache Sonderfälle analytische Lösungen für die Entladungswahrscheinlichkeiten auf der Ausgangsseite des Encoders hergeleitet.

5.1 Eine Verallgemeinerung des Konzepts der Erholungsfunktion - das Erholungsmodell

Das Konzept der Erholungsfunktion wurde in Abschnitt 4.8 lediglich für den Fall formuliert, daß die Wahrscheinlichkeit für eine Entladung allein von dem zeitlichen Abstand x der vorhergehenden Entladung abhängt. Im allgemeinen besteht jedoch zusätzlich noch eine Abhängigkeit von der Zeit t seit Reizbeginn. Statt einer Funktion $\phi(x)$ hat man also eine Funktion $p(t,x)$ zu betrachten, wobei der Wert $p(t,x)dt$ die Wahrscheinlichkeit für eine Entladung in dem Zeitintervall $[t,t+dt]$ unter der Voraussetzung, daß die vorhergehende Entladung in dem Zeitintervall $[t-x,t+dt-x]$ stattfand, angibt. Der Zusammenhang zwischen der Funktion $p(t,x)$ und der in Abschnitt 2.2.4 eingeführten Matrix der bedingten Entladungsdichten liegt auf der Hand; $p(t,x)$ soll daher als *Funktion der bedingten Entladungsdichten* bezeichnet werden.

Zur Verallgemeinerung des Konzepts der Erholungsfunktion wird Gleichung (4.8.1) ersetzt durch

$$p(t,x) = a(t) \cdot \phi_0(x) \quad . \quad (5.1.1)$$

Wie in Abschnitt 4.8 ist ϕ_0 wiederum die als invariant angenommene Erholungsfunktion und a ein von den experimentellen Gegebenheiten abhängiger Faktor. Im Gegensatz zu Abschnitt 4.8 ist a jedoch nun nicht mehr konstant, sondern eine Funktion von t mit $a(t) \geq 0$ für $-\infty < t < +\infty$. Anschaulich handelt es sich bei der Funktion $a(t)$ um die in Abschnitt 2.2.4 eingeführte RP-Dichte.

Der auf der Gleichung (5.1.1) beruhende probabilistische Encoder soll *Erholungsmodell* genannt werden. Die Funktion $a(t)$ kann hier als Eingangsgröße des Modells aufgefaßt werden. Als Ausgangsgröße könnte man prinzipiell mit Hilfe einer Monte-Carlo-Simulation Folgen von Punktereignissen berechnen; daraus könnte dann durch Histogrammberechnung (vgl. Abschnitt 2.2) die Entladungsrate als Funktion der Zeit und dergleichen abgeschätzt werden. Im folgenden soll dagegen der Versuch unternommen werden, die interessierenden Größen direkt aus der Funktion $p(t,x)$ abzuleiten.

5.2 Die Wahrscheinlichkeitsdichtefunktion f_1

Es sei t_0 ein beliebiger, unabhängig von der Entladungsfolge definierter Punkt auf der Zeitachse. Mit t_* soll der Zeitpunkt der letzten vor dem Zeitpunkt t_0 erfolgten Entladung bezeichnet werden; t_1 sei der Zeitpunkt der ersten auf den Zeitpunkt t_0 folgenden Entladung. Ferner sei $u = t_1 - t_0$ und $v = t_0 - t_*$. Die Beziehung zwischen t_0 , t_1 , t_* , u und v ist in der Abb. 51 skizziert. Es soll nun ein Zusammenhang zwischen der Funktion der bedingten Entladungsdichten $p(t,x)$ und der Verteilungsdichtefunktion von u , $f_1(t_0,u)$, hergestellt werden.

Die Funktion $f_1(t_0,u)$ läßt sich nicht unmittelbar aus der Funktion $p(t,x)$ berechnen, vielmehr benötigt man zuvor noch eine Hilfsfunktion $s(t_*,x)$. Der Wert $s(t_*,x) dt$ soll die Wahrscheinlichkeit dafür angeben, daß in dem Intervall $[t_*, t_* + dt]$ eine Entladung stattfindet, in dem darauffolgenden Intervall $[t_* + dt, t_* + dt + x]$ dagegen keine weitere Entladung stattfindet. Wie man leicht einsieht, ist die Funktion $f_1(t_0,u)$ gegeben durch

$$f_1(t_0,u) = \int_{-\infty}^{t_0} s(t_*, t_0 + u - t_*) \cdot p(t_0 + u, t_0 + u - t_*) dt_* .$$

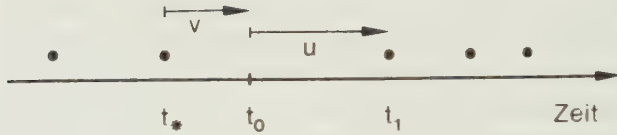


Abb. 51: Beziehung zwischen den Zeitpunkten t_0 , t_* , t_1 und den Intervallen u , v .

Mit $v = t_0 - t_*$ kann man diese Gleichung auch in die äquivalente Form

$$f_1(t_0, u) = \int_0^{\infty} s(t_0 - v, u + v) \cdot p(t_0 + u, u + v) dv \quad (5.2.1)$$

bringen.

Zur Berechnung der Funktion $s(t_*, x)$ macht man sich die Beziehung

$$\frac{\partial s(t_*, x)}{\partial x} dx = s(t_*, x + dx) - s(t_*, x) = -s(t_*, x) \cdot p(t_*, x) dx$$

zunutze. Bedenkt man ferner, daß $s(t_*, 0)$ identisch ist mit der Entladungsrate (Wahrscheinlichkeitsdichte für eine Entladung) zur Zeit t_* , $n(t_*)$, so erhält man daraus sofort

$$s(t_*, x) = n(t_*) \cdot \exp\left[-\int_0^x p(t_* + w, w) dw\right] . \quad (5.2.2)$$

Aus (5.2.1) und (5.2.2) ergibt sich als Schlüssel zum gesamten Kapitel 5 die Gleichung

$$f_1(t_0, u) = \int_0^{\infty} n(t_0 - v) \cdot p(t_0 + u, u + v) \cdot \exp\left[-\int_0^{u+v} p(t_0 + w - v, w) dw\right] dv . \quad (5.2.3)$$

Für hinreichend kleine Werte von Δt kann in dem Zeitintervall $[t_0, t_0 + \Delta t]$ wegen der absoluten Refraktärzeit einer Nervenfasers nur eine einzige Entladung stattfinden. Aus diesem Grunde ist die Entladungsrate zur Zeit t_0 , $n(t_0)$, gleichzusetzen mit dem Wert $f_1(t_0, 0)$. Aus Gleichung (5.2.3) erhält man also

$$n(t_0) = \int_0^{\infty} n(t_0 - v) \cdot p(t_0, v) \cdot \exp\left[-\int_0^v p(t_0 + w - v, w) dw\right] dv . \quad (5.2.4)$$

5.3 Periodische Eingangsgröße - zeitabhängiger Poissonprozeß mit Totzeit

Das Integral (5.2.4) ist nur für sehr einfach gebaute Funktionen $p(t, x)$ ohne Zuhilfenahme numerischer Verfahren mit erträglichem Aufwand zu lösen. Im folgenden soll der Fall eines zeitabhängigen Poissonprozesses mit der Totzeit x_a untersucht werden. Es sei also

$$p(t, x) = \begin{cases} 0 & \text{für } x < x_a \\ a(t) & \text{für } x \geq x_a \end{cases} . \quad (5.3.1)$$

Gleichung (5.2.4) vereinfacht sich dann zu

$$n(t_0) = a(t_0) \cdot \int_{x_a}^{\infty} n(t_0 - v) \cdot \exp\left[-\int_{x_a}^v a(t_0 + w - v) dw\right] dv .$$

Nach geringfügigen Umformungen erhält man daraus

$$n(t_0) = a(t_0) \cdot \int_0^{\infty} n(t_0 - x_a - v) \cdot \exp\left[-\int_0^v a(t_0 - w) dw\right] dv . \quad (5.3.2)$$

Diese Gleichung läßt sich weiter vereinfachen, wenn man annimmt, daß die Eingangsgröße $a(t)$ eine periodische Funktion mit der Periodenlänge T ist, d.h. $a(t+T) = a(t)$ für $-\infty < t < +\infty$. In diesem Falle ist natürlich auch die Entladungsrate $n(t)$ auf der Ausgangsseite eine periodische Funktion, und man

erhält nach einigen Umformungen (siehe Anhang B) aus (5.3.2) die Gleichung

$$n(t_0) = \frac{a(t_0)}{1-K} \int_0^T n(t_0 - x_a - v) \cdot \exp\left[-a \int_0^v a(t_0 - w) dw\right] dv \quad (5.3.3)$$

mit

$$K := \exp\left[-\int_0^T a(w) dw\right] . \quad (5.3.4)$$

Aus (5.3.3) kann man, wie in Anhang B gezeigt wird, die Gleichung

$$n(t_1) = \frac{n(t_0)}{a(t_1) + a(t_0)} \cdot \int_{t_0}^{t_1} [n(t - x_a) - n(t)] dt \quad (5.3.5)$$

herleiten, wobei $t_1 > t_0$ und $a(t_0) > 0$ vorausgesetzt werden soll. Gleichung (5.3.5) wurde erstmals von OONO und SUJAKU (1974) aufgestellt; allerdings gingen diese beiden Autoren bei der Herleitung nicht von einer so allgemeinen Gleichung wie (5.2.3) aus.

Leider reicht Gleichung (5.3.5) nicht aus, um bei vorgegebener Funktion $a(t)$ die Entladungsrate $n(t)$ eindeutig zu bestimmen; wenn nämlich $n(t)$ eine Lösung ist, dann ist auch $n^*(t) = n(t)/c$ eine Lösung, wobei c eine beliebige reelle Konstante ungleich 0 sei. Um irgendeine Lösung $n^*(t)$ der Gleichung (5.3.5) in die mittlere Entladungsrate $n(t)$ umzurechnen, muß also noch zu $n^*(t)$ ein Eichfaktor c bestimmt werden, mit dem $n^*(t)$ zu multiplizieren ist. Zu diesem Zweck soll zunächst die Wahrscheinlichkeitsdichtefunktion $f(x)$ für das Intervall zwischen zwei aufeinanderfolgenden Entladungen berechnet werden. Die Wahrscheinlichkeit dafür, daß - eine Entladung im Intervall $[t, t+dx]$ vorausgesetzt - die darauffolgende Entladung in dem Intervall $[t+x, t+x+dx]$ stattfindet beträgt $dt \cdot p(t+x, x) \cdot s(t, x) / n(t)$, wobei $s(t, x) / n(t)$ durch (5.2.2) gegeben ist. Zur Berechnung der Dichtefunktion $f(x)$ in dem hier betrachteten periodischen Fall mittelt man daher die Dichte $p(t+x, x) s(t, x) / n(t)$ über die Periodendauer T

mit der Entladungsrate $n(t)$ als Wichtungsfunktion; es ist also

$$f(x) = \frac{\int_0^T n(t) \cdot p(t+x, x) \cdot \exp\left[-\int_0^x p(t+w, w) dw\right] dt}{\int_0^T n(t) dt} . \quad (5.3.6)$$

Durch Einsetzen von (5.3.1) erhält man für den Poissonprozeß mit Totzeit $f(x)=0$ für $x < x_a$ und, wenn man wie im vierten Kapitel $\hat{f}(x) = f(x+x_a)$ definiert,

$$\hat{f}(x) = \frac{\int_0^T n(t) \cdot a(t+x_a+x) \cdot \exp\left[-\int_0^x a(t+x_a+w) dw\right] dt}{\int_0^T n(t) dt} . \quad (5.3.7)$$

Nur in einigen Sonderfällen lassen sich die Integrale in Gleichung (5.3.7) noch weiter vereinfachen (siehe WILLIS, 1964; DUIFHUIS, 1972). Leicht herzuleiten ist jedoch die für beliebige periodische Funktionen $a(t)$ gültige Beziehung

$$\hat{f}(x+T) = K \cdot \hat{f}(x) , \quad (5.3.8)$$

wobei K gegeben ist durch (5.3.4).

Zur Berechnung des zur Dichtefunktion $\hat{f}$ gehörigen Erwartungswertes $\hat{x}$, der die mittlere Länge eines Entladungsintervalls abzüglich der absoluten Refraktärzeit angibt, kann man die im Zusammenhang mit der Erneuerungstheorie angegebenen Formeln (4.2.9) und (4.2.18) benutzen. Da Gleichung (5.3.7) auch dann Gültigkeit behält, wenn in ihr $n(t)$ durch $n^*(t)/c$ ersetzt wird, ergibt sich nun der zu bestimmende Eichfaktor c aus der Forderung, daß die mittlere Entladungsrate $\bar{n} = 1/(x_a + \hat{x})$ definitionsgemäß mit dem Mittelwert der Entladungsrate $n(t) = cn^*(t)$ identisch sein muß:

$$c = \frac{T}{(x_a + \hat{x}) \cdot \int_0^T n^*(t) dt} . \quad (5.3.9)$$

Im allgemeinen ist es schwierig, aus der Integralgleichung (5.3.5) einen analytischen Ausdruck für $n(t)$ herzuleiten. Eine Ausnahme bildet der Sonderfall, daß die absolute Refraktärzeit ein ganzzahliges Vielfaches der Periodenlänge T beträgt, d.h. $x_a = iT$ ($i \geq 0$). In diesem Falle ist, wie man sofort sieht, $n^*(t) = a(t)$ eine Lösung von (5.3.5). Die entsprechende Entladungsrate $n(t)$ erhält man, wie oben gerade dargelegt worden ist, indem man $n^*(t)$ mit einem Eichfaktor c , der sich mit Hilfe von (5.3.9) berechnen läßt, multipliziert. Da hier

$$\tilde{x} = \frac{T}{\int_0^T a(t) dt}$$

beträgt (Beweis in Anhang B), erhält man auf diese Weise schließlich für die Entladungsrate $n(t)$ die Gleichung

$$n(t) = \frac{a(t)}{1 + i \cdot \int_0^T a(t) dt} \quad (5.3.10)$$

Betrachtet man den zeitabhängigen Poissonprozeß als einen probabilistischen Encoder, $a(t)$ als seine Eingangsgröße und $n(t)$ als seine Ausgangsgröße, so sind also bei fehlender Totzeit ($i=0$) - wie anschaulich von vornherein klar ist - Eingangs- und Ausgangsgröße identisch.

Eine weitere einfache Lösung findet man für $x_a = (2i+1)T/2$ ($i \geq 0$), wenn zusätzlich $a(t)=0$ für $T/2 \leq t \leq T$ gilt. In diesem Falle erhält man aus (5.3.5) sofort $n(t)=0$ für $T/2 \leq t \leq T$ und

$$n(t) = a(t) \cdot \left[\frac{n(t_0)}{a(t_0)} - \int_{t_0}^t n(u) du \right] \quad (5.3.11)$$

für $0 < t < T/2$. Wenn die Funktionen $a(t)$ und $n(t)$ in dem Intervall $0 < t < T/2$ differenzierbar sind und dort $a(t) > 0$ gilt, dann ist (5.3.11) äquivalent

zu der Differentialgleichung

$$n'(t) = n(t) \cdot \left[\frac{a'(t)}{a(t)} - a(t) \right] . \quad (5.3.12)$$

Für die gleichgerichtete Sinusschwingung

$$a(t) = \begin{cases} a_0 \cdot \sin(\omega t) & \text{für } 0 < t < T/2 \\ 0 & \text{für } T/2 \leq t \leq T \end{cases} \quad (5.3.13)$$

ergibt sich aus (5.3.12) die einfache Lösung

$$n(t) \sim \begin{cases} \sin(\omega t) \exp(a_0 \cdot \cos(\omega t)) & \text{für } 0 < t < T/2 \\ 0 & \text{für } T/2 \leq t \leq T . \end{cases} \quad (5.3.14)$$

Ein Vergleich von (5.3.13) und (5.3.14) macht deutlich, welch großen Einfluß eine absolute Refraktärzeit auf den Zeitverlauf der Entladungsrate ("Periodenhistogram") haben kann (siehe dazu auch OONO und SUJAKU, 1974). Man beachte jedoch, daß dieser Einfluß stark intensitätsabhängig ist (siehe auch Abschnitt 6.3).

Abschließend sei darauf hingewiesen, daß man den Fall, daß die Periodenlänge T der Funktionen a und n kleiner als die Totzeit x_a ist, stets auf den Fall $T \geq x_a$ zurückführen kann. Für $T < x_a$ läßt sich nämlich stets eindeutig eine reelle Zahl $T_0 \geq x_a$ und eine ganze Zahl $i \geq 1$ finden mit

$$\frac{x_a}{T} = \frac{x_a}{T_0} + i ,$$

d.h.

$$T = \frac{T_0}{1 + iT_0/x_a} ;$$

die obige Behauptung ergibt sich nun sofort aus dem folgenden Satz.

Satz: Ein zeitabhängiger Poissonprozeß mit der Totzeit x_a , der bei einer Eingangsgröße $a_0(t)$ mit der Periodenlänge T_0 die Entladungsrate $n_0(t)$ hat, hat bei einer Eingangsgröße $a_i(t) = \theta_i \cdot a_0(\theta_i t)$, $i \geq 1$, die Entladungsrate $n_i(t) = c_i \cdot n_0(\theta_i t)$, wobei $\theta_i = 1 + iT_0/x_a$ und $c_i = \theta_i / (iT_0 \bar{n}_0 + 1)$ ist und $\bar{n}_0$ den Mittelwert von $n_0(t)$ bezeichnet. Die Funktionen a_i und n_i haben die Periodenlänge $T_i = T_0 / \theta_i$.

Der Beweis dieses Satzes erfolgt in Anhang B. Seine praktische Bedeutung wird in Abschnitt 6.3 anhand eines Beispiels erläutert.

5.4 Sprungfunktion als Eingangsgröße - der modifizierte Erneuerungsprozeß mit Totzeit

Nachdem im vorangegangenen Abschnitt der Fall einer periodischen Eingangsgröße behandelt worden ist, soll nun eine besonders einfache aperiodische Situation betrachtet werden: eine Sprungfunktion als Eingangsgröße, d.h.

$$p(t, x) = \begin{cases} a \cdot \phi_0(x) & \text{für } t \geq t_0 \\ a_* \cdot \phi_0(x) & \text{für } t < t_0 \end{cases} \quad (5.4.1)$$

Ohne Mehraufwand kann man statt (5.4.1) zunächst auch den allgemeineren Fall

$$p(t, x) = \begin{cases} \phi(x) & \text{für } t \geq t_0 \\ \phi_*(x) & \text{für } t < t_0 \end{cases} \quad (5.4.2)$$

betrachten. Im Gegensatz zu (5.4.1) liegt (5.4.2) nicht das Konzept der Erholungsfunktion zugrunde.

Übertragen auf die Verhältnisse bei einer Hörnervenfaser kann der hier betrachtete Fall als die Idealisierung eines Burst-Experimentes mit extrem kurzer Anstiegszeit (hochfrequenter Tonburst oder Geräuschburst; vgl. Abschnitt 2.2.3) betrachtet werden. Dem *PST-Histogramm* in den experimentellen Untersuchungen entspricht in diesem Abschnitt die *Erneuerungsichte*.

5.4.1 Die Dichtefunktion erster Ordnung

Ausgangspunkt für die Überlegungen ist wiederum Gleichung (5.2.3). Ohne Beschränkung der Allgemeinheit kann $t_0=0$ angenommen werden. Einsetzen von (5.4.2) ergibt dann

$$f_1(u) = \int_0^{\infty} n(-v) \cdot \phi(u+v) \cdot \exp\left[-\int_0^v \phi_*(w)dw - \int_v^{u+v} \phi(w)dw\right] dv .$$

Im folgenden sollen die aus $\phi_*(x)$ abgeleiteten erneuerungstheoretischen Funktionen und Parameter (Dichtefunktion, Überlebensfunktion, mittlere Entladungsrate usw.; siehe Kapitel 4) durch den Index "*" gekennzeichnet werden, während die entsprechenden Funktionen und Parameter, die aus $\phi(x)$ abgeleitet wurden, keinen Index erhalten. Die obige Gleichung läßt sich unter Berücksichtigung von (4.1.6) und (4.1.7) dann auf die einfache Form

$$f_1(u) = \int_0^{\infty} n(-v) \cdot \frac{G_*(v)}{G(v)} \cdot f(u+v) dv \quad (5.4.3)$$

bringen. Formal handelt es sich bei dieser Gleichung um ein Korrelationsintegral.

Die Annahme (5.4.2) impliziert, daß das Intervall zwischen der ersten und der zweiten auf den Zeitpunkt $t_0=0$ folgenden Entladung die Dichtefunktion $f(x)$ besitzt, ebenso das Intervall zwischen der zweiten und der dritten Entladung usw. Es liegt also ein *modifizierter Erneuerungsprozeß* vor, wie er in Abschnitt 4.1 bereits kurz vorgestellt worden ist. Das Intervall von einem vorgegebenen, unabhängig von der Entladungsfolge definierten Zeitpunkt t_0 bis zur ersten auf den Zeitpunkt t_0 folgenden Entladung bezeichnet man in der Erneuerungstheorie als *Vorwärtsrekurrenzzzeit* (siehe COX, 1962). Im vorliegenden Falle ist also $f_1(u)$ die Verteilungsdichte der Vorwärtsrekurrenzzzeit. Analog bezeichnet man in der Erneuerungstheorie das Intervall von der letzten vor dem Zeitpunkt t_0 erfolgten Entladung bis zum Zeitpunkt t_0 als *Rückwärtsrekurrenzzzeit*. Im vorliegenden Fall erhält man die Verteilungsdichte der Rückwärtsrekurrenzzzeit, s_0 , indem man (5.4.2) einsetzt in (5.2.2) und den Fall $t_*+x=0$

betrachtet:

$$s_0(x) = s(-x, x) = n(-x) \cdot G_*(x) . \quad (5.4.4)$$

Anstatt (5.4.3) kann man dann auch

$$f_1(u) = \int_0^{\infty} \frac{s_0(v)}{G(v)} \cdot f(u+v) dv \quad (5.4.5)$$

schreiben.

Man betrachte nun den Fall, daß für $t < 0$ die Wahrscheinlichkeit für eine Entladung verschwindend gering ist, d.h. die letzte Entladung soll "unendlich lange" zurückliegen. Zur Berechnung des Integrals in Gleichung (5.4.5) setzt man $s_0(v) = \delta(v - v_{\infty})$ und berechnet den Grenzwert für v_{∞} gegen unendlich²⁶:

$$\begin{aligned} f_1(u) &= \lim_{v_{\infty} \rightarrow \infty} \int_0^{\infty} \frac{\delta(v - v_{\infty})}{G(v)} f(u+v) dv \\ &= \lim_{v_{\infty} \rightarrow \infty} \frac{f(u+v_{\infty})}{G(v_{\infty})} . \end{aligned}$$

Mit (4.1.6) und (4.1.7) ergibt sich für den Grenzwert auf der rechten Seite weiter

$$\lim_{v_{\infty} \rightarrow \infty} \phi(u+v_{\infty}) \cdot \exp\left[- \int_{v_{\infty}}^{v_{\infty}+u} \phi(v) dv\right] .$$

²⁶ Die Diracsche Deltafunktion ist keine Funktion im herkömmlichen Sinne, sondern eine Distribution. Sie genügt der Forderung

$$\int_{-\infty}^{+\infty} f(t) \delta(x-t) dt = f(x) ,$$

wobei $f(x)$ eine beliebige stetige Funktion sei (siehe z.B. ROTTMANN, 1960, Seite 110). Anschaulich, aber mathematisch nicht korrekt formuliert, besitzt die Deltafunktion die Eigenschaft $\delta(x) = 0$ für $x \neq 0$ und $\lim_{x \rightarrow 0} \delta(x) = \infty$.

Wenn $\phi(x)$ für $x \rightarrow \infty$ gegen den Grenzwert a geht, erhält man also

$$f_1(u) = a \cdot \exp(-au) . \quad (5.4.6)$$

Dies ist die Wahrscheinlichkeitsdichtefunktion eines Poissonprozesses (siehe Gleichung 4.3.3).

Besonders wichtig ist der Fall, daß für $t < 0$ ein *stationärer Erneuerungsprozeß* (siehe COX, 1962) vorliegt, der durch $n(t) = \bar{n}_*$ für $t < 0$ charakterisiert werden kann. In diesem Falle kann Gleichung (5.4.3) ersetzt werden durch

$$f_1(u) = \bar{n}_* \cdot \int_0^{\infty} \frac{G_*(v)}{G(v)} f(u+v) dv . \quad (5.4.7)$$

Einen stationären Erneuerungsprozeß kann man sich anschaulich so zustandegedacht denken, daß ein normaler Erneuerungsprozeß weit in der Vergangenheit zurückliegend ($-\infty$) gestartet wurde. Gleichung (5.4.7) gibt demnach die Dichtefunktion der Vorwärtsrekurrenzzeit für den Fall an, daß ein Erneuerungsprozeß bis zur Zeit $t_0 = 0$ stationär war (charakterisiert durch eine altersabhängige Ausfallrate ϕ_*), dann jedoch unmittelbar seine Eigenschaften ändert, indem die altersabhängige Ausfallrate ϕ_* sprunghaft in die altersabhängige Ausfallrate ϕ übergeht. Für $\phi_* \neq \phi$ geht dabei natürlich die Stationarität verloren, die sich erst wieder für $t \rightarrow \infty$ einstellt. Nimmt man dagegen $\phi_* \equiv \phi$ an, so bleibt die Stationarität erhalten und man erhält für die Verteilungsdichte der Vorwärtsrekurrenzzeit

$$f_1(u) = \bar{n}_* \int_0^{\infty} f(u+v) dv = \bar{n}_* \cdot G(u) .$$

Wegen $G_* \equiv G$ und $n(t) \equiv \bar{n}_*$ sind also in diesem Falle die Verteilungsdichten von Vorwärtsrekurrenzzeit und Rückwärtsrekurrenzzeit (Gleichung 5.4.4) identisch.

Unter der Stationaritätsannahme für $t < 0$, die im folgenden stets gemacht wird, steht der Berechnung von $f_1(u)$ für vorgegebene Funktionen ϕ_* und ϕ nichts mehr im Wege; $\bar{n}_*$ und die Funktionen G_* , G und f können alle, wie in Abschnitt 4.1 beschrieben, aus ϕ_* und ϕ berechnet werden. Für die weiteren Überlegungen ist es jedoch zweckmäßig, Gleichung (5.4.7) noch umzuformulieren für einen

Erneuerungsprozeß mit der Totzeit x_a . Wie in Anhang C hergeleitet wird, kann man in diesem Falle (5.4.7) ersetzen durch

$$f_1(u) = \bar{n}_* \cdot \int_0^{\infty} \frac{\tilde{G}_*(v)}{\tilde{G}(v)} f(u+v) dv + \\ + \bar{n}_* \cdot \begin{cases} 1 - \tilde{G}(u) & \text{für } u < x_a \\ \tilde{G}(u - x_a) - \tilde{G}(u) & \text{für } u \geq x_a \end{cases} \quad (5.4.8)$$

5.4.2 Die Dichtefunktionen höherer Ordnung und die Erneuerungsfunktion

An dieser Stelle sollen die in Abschnitt 4.1 angegebenen Formeln für die Dichtefunktionen höherer Ordnung und die Erneuerungsfunktion umformuliert werden für den modifizierten Erneuerungsprozeß mit der Totzeit x_a . Obwohl keine Kompatibilität mit den in Abschnitt 4.2 angegebenen Formeln für den normalen Erneuerungsprozeß besteht, soll der Einfachheit halber auf eine besondere Indizierung zur Kennzeichnung des modifizierten Erneuerungsprozesses verzichtet werden, da im folgenden nur von modifizierten Erneuerungsprozessen die Rede sein wird.

Im Falle einer Totzeit x_a erhält man für die durch (4.1.11) definierten Dichtefunktionen höherer Ordnung k_i ($i \geq 2$) wegen $f(x) = 0$ für $x < x_a$ sofort $k_i(t) = 0$ für $t < (i-1)x_a$. Definiert man

$$\tilde{f}(t) = f(t + x_a), \\ \tilde{k}_1(t) = f_1(t), \\ \tilde{k}_i(t) = k_i(t + (i-1)x_a) \quad \text{für } i \geq 2,$$

so kann Gleichung (4.1.11) ersetzt werden durch

$$\tilde{k}_i(t) = \int_0^t \tilde{k}_{i-1}(u) \cdot \tilde{f}(t-u) du, \quad (5.4.9)$$

$i \geq 2$. Für die durch (4.1.12) definierte Erneuerungsdichte erhält man ferner für $mx_a \leq t < (m+1)x_a$ ($m \geq 0$)

$$h(t) = \sum_{i=0}^m \tilde{k}_{i+1}(t - ix_a). \quad (5.4.10)$$

5.4.3 Die initiale Entladungsrate

Die in den Abschnitten 5.4.1 und 5.4.2 angegebenen Beziehungen beruhen alle auf der allgemeinen Annahme (5.4.2). Im folgenden soll dagegen nur der auf dem Konzept der Erholungsfunktion beruhende Sonderfall (5.4.1) betrachtet werden. Es sei also

$$\tilde{\phi}_{\star}(t) = a_{\star} \cdot \tilde{\phi}_0(t) , \quad (5.4.11)$$

$$\tilde{\phi}(t) = a \cdot \tilde{\phi}_0(t) , \quad (5.4.12)$$

wobei $a_{\star}$ die RP-Dichte für $t < 0$, a die RP-Dichte für $t \geq 0$ und $\tilde{\phi}_0$ die Erholungsfunktion ist.

Von einigem Interesse ist die Entladungsrate unmittelbar nach der sprunghaften Änderung der RP-Dichte von $a_{\star}$ nach a . Mit (5.4.11) und (5.4.12) erhält man für diese *initiale* Entladungsrate wegen $h(0) = f_1(0)$ nach wenigen Zwischenschritten (siehe Anhang C) die überaus einfache Formel

$$h(0) = a \cdot \frac{\bar{n}_{\star}}{a_{\star}} . \quad (5.4.13)$$

Die initiale Entladungsrate ist also der RP-Dichte a proportional.

5.4.4 Der modifizierte Poissonprozeß mit Totzeit

Im Falle eines modifizierten Poissonprozesses mit der Totzeit x_a läßt sich leicht eine explizite Formel für $f_1(u)$ angeben. Aus (5.4.8) erhält man wegen (4.3.2) und (4.3.3) nach wenigen Umformungen (siehe Anhang C) für $u \leq x_a$

$$f_1(u) = \bar{n}_{\star} + \bar{n}_{\star} \alpha \cdot \exp(-\alpha u) \quad (5.4.14)$$

und für $u > x_a$

$$f_1(u) = f_1(x_a) \cdot \exp(-\alpha(u - x_a)) \quad (5.4.15)$$

mit

$$\alpha = (a - a_{\star}) / a_{\star} . \quad (5.4.16)$$

Auch die Dichtefunktionen höherer Ordnung, $\hat{k}_i (i \geq 2)$, lassen sich mit verhältnismäßig geringem Aufwand explizit berechnen. Wie in Anhang C gezeigt wird, erhält man für $t \leq x_a$

$$\hat{k}_i(t) = \bar{n}_* + \bar{n}_* \exp(-at) \cdot \left[\frac{(at)^{i-1}}{(i-1)!} - e_{i-2}(at) \right] \quad (5.4.17)$$

und für $t > x_a$

$$\begin{aligned} \hat{k}_i(t) = & \bar{n}_* \exp(-at) \cdot \left[\frac{(at)^{i-1}}{(i-1)!} - e_{i-2}(at) \right] + \\ & + \bar{n}_* \exp(-a(t-x_a)) \cdot e_{i-1}(a(t-x_a)) , \end{aligned} \quad (5.4.18)$$

wobei mit e_i die Funktion

$$e_i(t) = \sum_{j=0}^i \frac{t^j}{j!}$$

bezeichnet wird.

Unter der Voraussetzung, daß a_* verschwindend klein ist, erhält man wegen $\bar{n}_* \approx a_*$ und $\bar{n}_* \alpha \approx a$ aus (5.4.17) und (5.4.18) die für alle $t \geq 0$ gültige Näherungsformel

$$\hat{k}_i(t) \approx \frac{a(at)^{i-1}}{(i-1)!} \exp(-at) . \quad (5.4.19)$$

Dies ist wieder die bereits in Abschnitt 4.3 im Zusammenhang mit dem normalen Poissonprozeß erwähnte *spezielle Erlang'sche Verteilung*. Die in Gleichung (5.4.19) angegebenen Dichtefunktionen $\hat{k}_i (i \geq 1)$ sind in der Abb. 52 zusammen mit der zugehörigen Erneuerungsfunktion h für vier verschiedene RP-Dichten a dargestellt. Die abgebildeten Kurven unterscheiden sich von den entsprechenden Kurven in der Abb. 39 lediglich durch eine Zeitverschiebung um den Betrag der absoluten Refraktärzeit (man beachte, die unterschiedlichen Maßstäbe auf der Ordinatenachse). Besonders eindrucksvoll sind die zu beobachtenden Oszillationen der Erneuerungsdichtefunktion, deren Ausmaß mit wachsender RP-Dichte zunimmt.

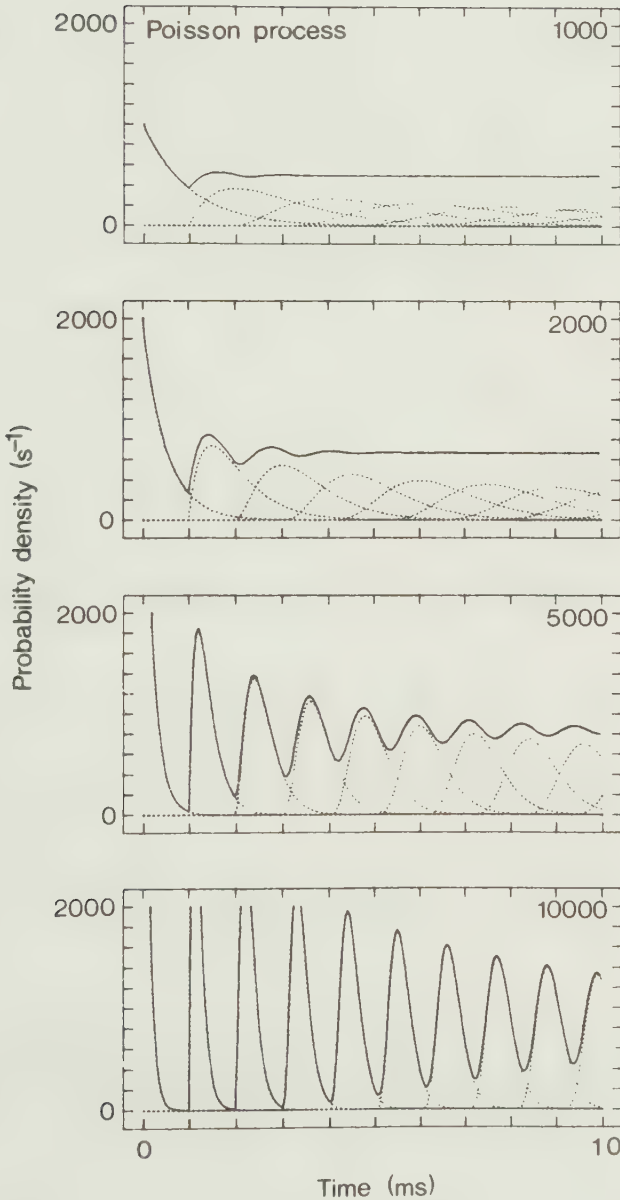


Abb. 52: Modifizierter Poissonprozeß mit Totzeit (1 ms): Erneuerungsdichtefunktion h (durchgezogene Kurve) und Wahrscheinlichkeitsdichtefunktionen k_i , $i \geq 1$ (punktierte Kurven), bei vier verschiedenen Werten des Parameters a (in der rechten oberen Ecke eines jeden Diagrammes angegeben). Weitere Parameter: $a_* = 0$.

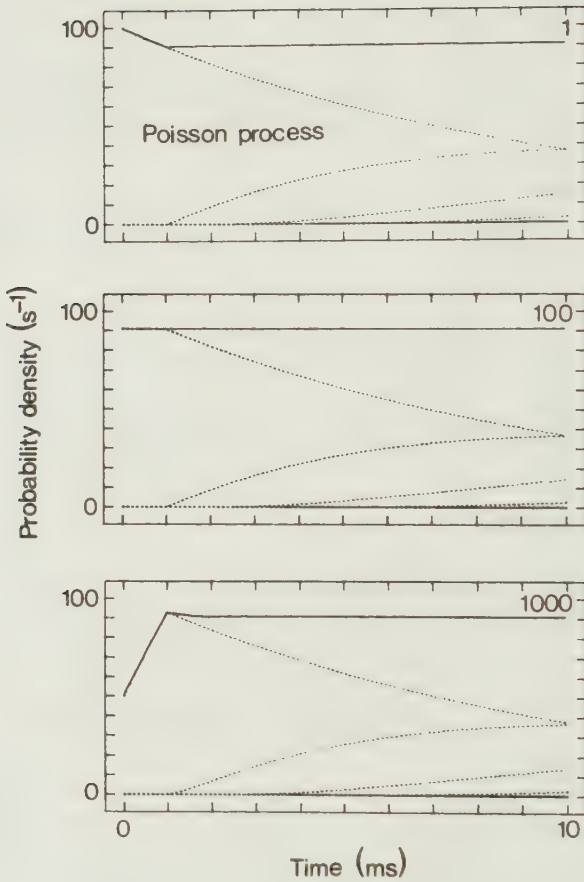


Abb. 53: Modifizierter Poissonprozeß mit Totzeit (1 ms): Erneuerungsdichtefunktion h (durchgezogene Kurve) und Wahrscheinlichkeitsdichtefunktionen $k_i, i \geq 1$ (punktierte Kurven), bei drei verschiedenen Werten des Parameters a_* (in der rechten oberen Ecke eines jeden Diagrammes angegeben). Weitere Parameter: $a=100/s$.

In Abb. 53 wurde die RP-Dichte a konstant gehalten (100/s), während die RP-Dichte a_* zwischen 1/s und 1000/s variiert wurde. Der Fall $a_*=1$ entspricht der in der vorigen Abbildung untersuchten Situation, daß die RP-Dichte a_* vernachlässigbar klein ist. Man findet zwar einen kleinen initialen Peak in der Erneuerungsdichtefunktion, nachfolgende Oszillationen fehlen jedoch wegen der geringen Größe der RP-Dichte a . Für $a_*=a$ ist die Erneuerungsdichte erwartungsgemäß konstant. Für $a_*=1000/s$ ist die Erneuerungsdichte zunächst reduziert; sie wächst jedoch rasch an, und nach 1 ms (absolute Refraktärzeit) ist sie so gut wie konstant.

5.4.5 Weitere Beispiele

Während für den Poissonprozeß noch mit relativ wenig Aufwand explizite Formeln für die Dichtefunktionen $\tilde{k}_i$, $i \geq 1$, hergeleitet werden konnten, ist man in allgemeineren Fällen auf numerische Untersuchungen angewiesen (zur numerischen Berechnung von Faltungs- und Korrelationsintegral siehe Anhang C).

Die Abb. 54 und 55 unterscheiden sich von der Abb. 52 allein dadurch, daß statt eines modifizierten Poissonprozesses ein Erneuerungsprozeß mit der Erholungsfunktion (4.8.3) bzw. (4.8.4) untersucht wird. Es wird also wiederum angenommen, daß die RP-Dichte a_* verschwindend gering ist, während die RP-Dichte a zwischen 1000/s und 10000/s variiert wird. Qualitativ findet man in den drei Abbildungen keinen Unterschied. Offensichtlich ist aber das Oszillationsphänomen in der Abb. 52 wesentlich stärker ausgeprägt als in der Abb. 54, die selbst wiederum etwas stärkere Oszillationen zeigt als die Abb. 55.

Abbildung 56 entspricht der Abb. 53. Statt eines modifizierten Poissonprozesses wird jedoch der modifizierte Erneuerungsprozeß mit der Erholungsfunktion 4.8.4 untersucht. Auch hier findet man keine qualitativen Unterschiede in den beiden Abbildungen.

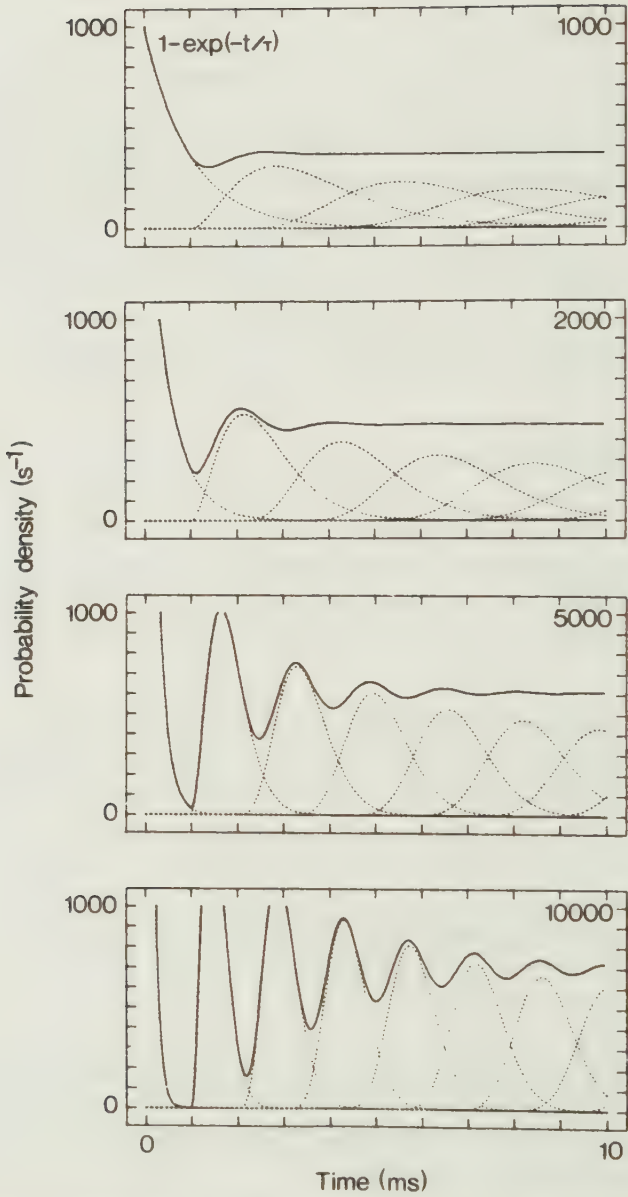


Abb. 54: Modifizierter Erneuerungsprozeß mit exponentiell verlaufender Erholungsfunktion. Der Aufbau der Abbildung entspricht dem Aufbau der Abb. 52. Parameter: $a_*=0$; $a=1000-10000/s$ (siehe Zahl in der rechten oberen Ecke eines jeden Diagrammes); $b=1$; $\tau=1ms$; $\alpha_a=1ms$.

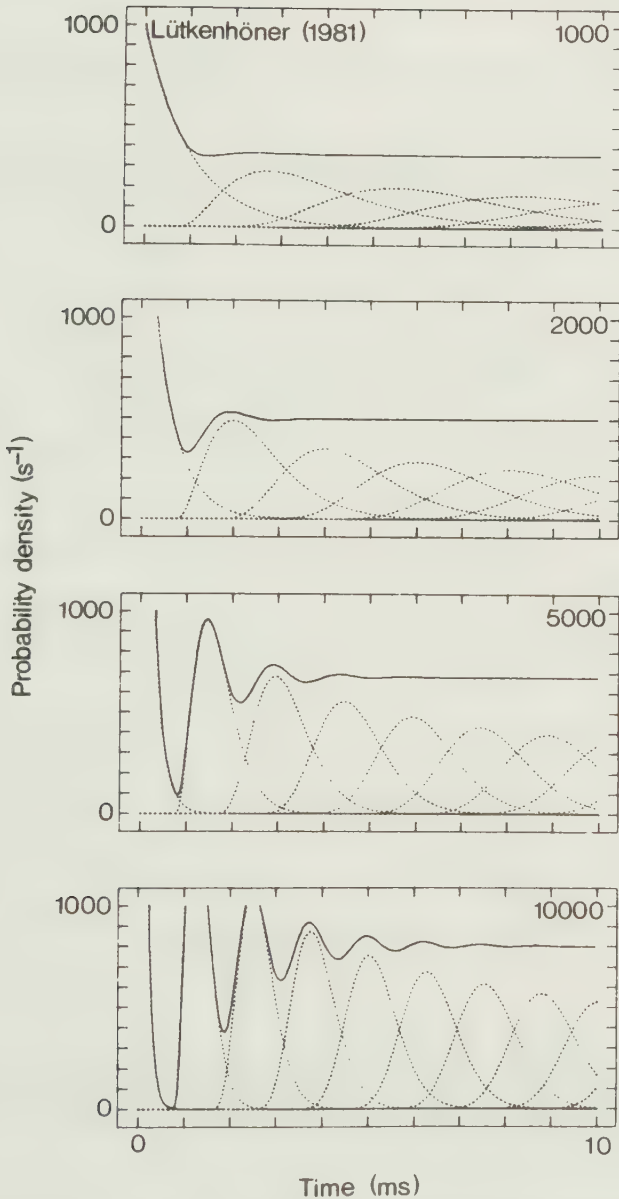


Abb. 55: Modifizierter Erneuerungsprozeß, Erholungsfunktion mit zwei Zeitkonstanten. Der Aufbau der Abbildung entspricht dem Aufbau der Abb. 52. Parameter: $a_1=0$; $a=1000-10000/\text{s}$ (siehe Zahl in der rechten oberen Ecke eines jeden Diagrammes); $b=0,31$; $\tau_1=13,2\text{ms}$; $\tau_2=0,72\text{ms}$; $x_a=0,8\text{ms}$.

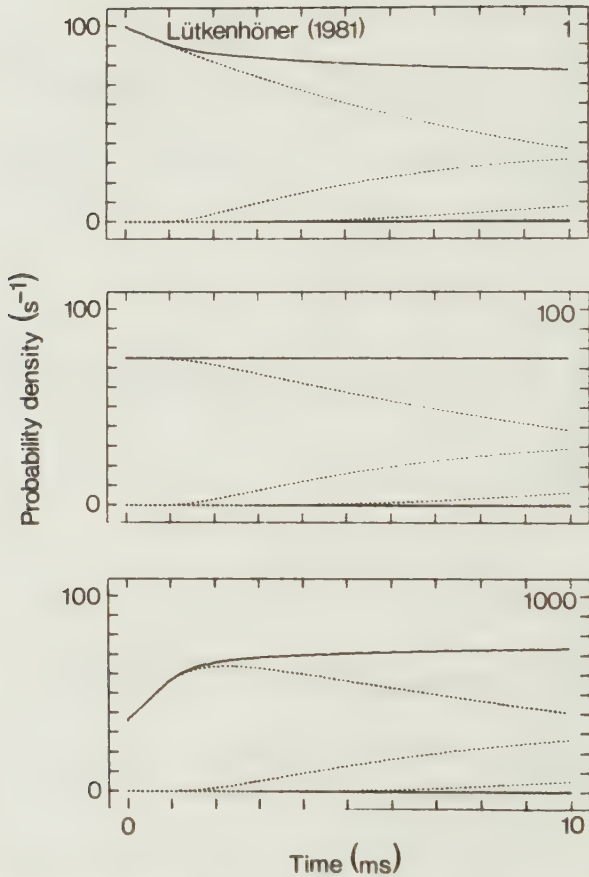


Abb. 56: Modifizierter Erneuerungsprozeß. Erholungsfunktion mit zwei Zeitkonstanten. Der Aufbau der Abbildung entspricht der Abb. 53. Parameter: $a_*=1-1000/s$ (siehe Zahl in der rechten oberen Ecke eines jeden Diagramms); $a=100/s$; $b=0,31$; $\tau_1=13,2ms$; $\tau_2=0,72ms$; $x_a=0,8ms$.

6. EIN PROBABILISTISCHER ENCODER FÜR BELIEBIGE EINGANGSGRÖßEN - DAS MARKOFFKETTEN-MODELL

Das vorangegangene Kapitel hat gezeigt, daß eine analytische Untersuchung des auf dem Konzept der Erholungsfunktion beruhenden probabilistischen Encoders schon in einfachen Sonderfällen relativ aufwendig ist. Im folgenden soll ein numerisches Verfahren beschrieben werden, mit dessen Hilfe sich allgemeinere Situationen mühelos untersuchen lassen (Markoffkettenversion des Erholungsmodells). Da dieses Verfahren bereits Gegenstand einer früheren, sehr ausführlichen Publikation war (LÜTKENHÖNER et al., 1980b), sollen an dieser Stelle nur die wichtigsten Gedankengänge kurz vorgestellt werden. Im Anschluß daran werden einige Anwendungsbeispiele diskutiert.

6.1 Die Markoffkettenversion des Erholungsmodells

Statt einer Wahrscheinlichkeitsdichtefunktion $p(t,x)$, die für kontinuierliche Argumente t und x definiert ist, werden nun Wahrscheinlichkeiten $p_{j,k} = p(j\Delta t, k\Delta t)\Delta t$ ($-\infty < j < +\infty, 1 \leq k$) betrachtet; $p_{j,k}$ gibt also die Wahrscheinlichkeit für eine Entladung im Intervall $[j\Delta t, (j+1)\Delta t]$ unter der Bedingung an, daß die vorhergehende Entladung im Intervall $[(j-k)\Delta t, (j-k+1)\Delta t]$ stattfand. Die Matrix $P=(p_{j,k})$ entspricht der im Abschnitt 2.2.4 eingeführten *Matrix der bedingten Entladungswahrscheinlichkeiten*. Die Rolle, die die Funktion $s(t_*, x)$ in Kapitel 5 gespielt hat, übernehmen nun die Wahrscheinlichkeiten $s_{j,k} = s(j\Delta t - k\Delta t, k\Delta t)\Delta t$; mit $s_{j,k}$ wird also die Wahrscheinlichkeit bezeichnet, daß im Intervall $[(j-k)\Delta t, (j-k+1)\Delta t]$ eine Entladung stattfand, in dem darauffolgenden Zeitraum $[(j-k+1)\Delta t, j\Delta t]$ sich jedoch keine weitere Entladung ereignete.

Angenommen, es sind zu einem Index j alle Wahrscheinlichkeiten $s_{j,k}$ ($k \geq 1$) bekannt.²⁷ Für die Wahrscheinlichkeiten $s_{j+1,k+1}$ ($k \geq 1$) erhält man dann

$$s_{j+1,k+1} = (1 - p_{j,k}) \cdot s_{j,k} \quad (6.1.1)$$

²⁷ Zur Berechnung geeigneter Startwerte $s_{0,k}$ ($k \geq 1$) siehe LÜTKENHÖNER et al. (1980b).

Ferner erhält man für die Wahrscheinlichkeit einer Entladung im Intervall $[j\Delta t, (j+1)\Delta t]$

$$s_{j+1,1} = \sum_{k=1}^{\infty} p_{j,k} s_{j,k} \quad (6.1.2)$$

Die Werte $n_j = s_{j+1,1}$ ($j \geq 0$) entsprechen dem in Abschnitt 2.2.3 eingeführten *PST-Histogramm*. Mit Hilfe der Gleichungen (6.1.1) und (6.1.2) kann also eine vorgegebene Matrix P der bedingten Entladungswahrscheinlichkeiten in ein *PST-Histogramm* transformiert werden.

Betrachtet man den Index j als diskrete Zeitvariable und den Index k als diskrete Zustandsvariable eines Modells, so kann man den in den Gleichungen (6.1.1) und (6.1.2) zum Ausdruck kommenden Zusammenhang auch folgendermaßen interpretieren: $s_{j,k}$ ist die Wahrscheinlichkeit dafür, daß sich das Modell zur Zeit j im Zustand k befindet. Vom Zustand k aus sind genau zwei Übergänge möglich. Mit der Wahrscheinlichkeit $p_{j,k}$ erfolgt zwischen den Zeitpunkten j und $j+1$ ein Übergang vom Zustand k in den Zustand 1, mit der Wahrscheinlichkeit $1-p_{j,k}$ erfolgt ein Übergang in den Zustand $k+1$.

Noch eine etwas andere Sicht ergibt sich, wenn man die von dem Modell zu den Zeiten 0, 1, ..., $j+1$ angenommenen Zustände als eine Folge $K_0, K_1, \dots, K_{j+1}$ von diskreten Zufallsvariablen betrachtet. Offensichtlich gilt

$$P(K_{j+1}=\lambda | K_0=\kappa_0, \dots, K_j=\kappa) = P(K_{j+1}=\lambda | K_j=\kappa) \quad (6.1.3)$$

und

$$P(K_{j+1}=\lambda | K_j=\kappa) = \begin{cases} p_{j,\kappa} & \text{für } \lambda=1 \\ 1-p_{j,\kappa} & \text{für } \lambda=\kappa+1 \\ 0 & \text{sonst} \end{cases} \quad (6.1.4)$$

Die Übergangswahrscheinlichkeit von einem Zustand κ in einen Zustand λ ist nach (6.1.3) zu allen Zeiten j unabhängig von den Zuständen, die das Modell zu den Zeiten 0, 1, ..., $j-1$ angenommen hat. Gleichung (6.1.3) ist die Definition einer *Markoffschen Kette*.

Das soeben skizzierte Markoffkettenmodell ist noch wesentlich allgemeiner als das in Kapitel 5 vorgestellte Erholungsmodell. Um das Markoffkettenmodell für numerische Untersuchungen des Erholungsmodells zu nutzen, definiert man eine Matrix von bedingten Entladungswahrscheinlichkeiten

$p_{j,k} (-\infty < j < +\infty, 1 \leq k)$ durch

$$p_{j,k} = \Delta t \cdot a(j\Delta t) \cdot \phi_0(k\Delta t), \quad (6.1.5)$$

wobei ϕ_0 die Erholungsfunktion und $a(t)$ die RP-Dichte, also die Eingangsgröße des Erholungsmodells ist.

6.2 Untersuchung einiger experimenteller Daten

Um die Möglichkeiten und Grenzen des Erholungsmodells abzustecken, bietet es sich an, experimentell gewonnene RP-Histogramme mit Hilfe der Markoffkettenversion des Modells in ein gewöhnliches PST-Histogramm zu transformieren und das Ergebnis mit dem entsprechenden experimentell erhaltenen PST-Histogramm zu vergleichen. Leider können gegenwärtig zu diesem Zwecke nur die wenigen Daten herangezogen werden, die von GRAY (1966, 1967) veröffentlicht wurden. Eine ausführliche Untersuchung dieser Daten im Zusammenhang mit dem Erholungsmodell findet man bei LUTKENHÖNER et al. (1980b); an dieser Stelle soll nur über die wichtigsten Ergebnisse dieser Untersuchung kurz berichtet werden.

6.2.1 Bursts

In der Abb. 57 stellen die Balkendiagramme experimentell erhaltene PST-Histogramme dar, während die gestrichelten Linien die zugehörigen RP-Histogramme repräsentieren. Akustischer Reiz war ein Tonburst mit einer Trägerfrequenz von 17,5 kHz (A) bzw. 9,3 kHz (B). Die dicken, durchgezogenen Kurven sind das Ergebnis von Modellrechnungen, in denen als Erholungsfunktion die Verbindungslinie der in der Abb. 4.8.1 dargestellten Datenpunkte benutzt wurde. Ein Vergleich von Modellrechnung und experimentell erhaltenem PST-Histogramm zeigt eine ausgezeichnete Übereinstimmung.

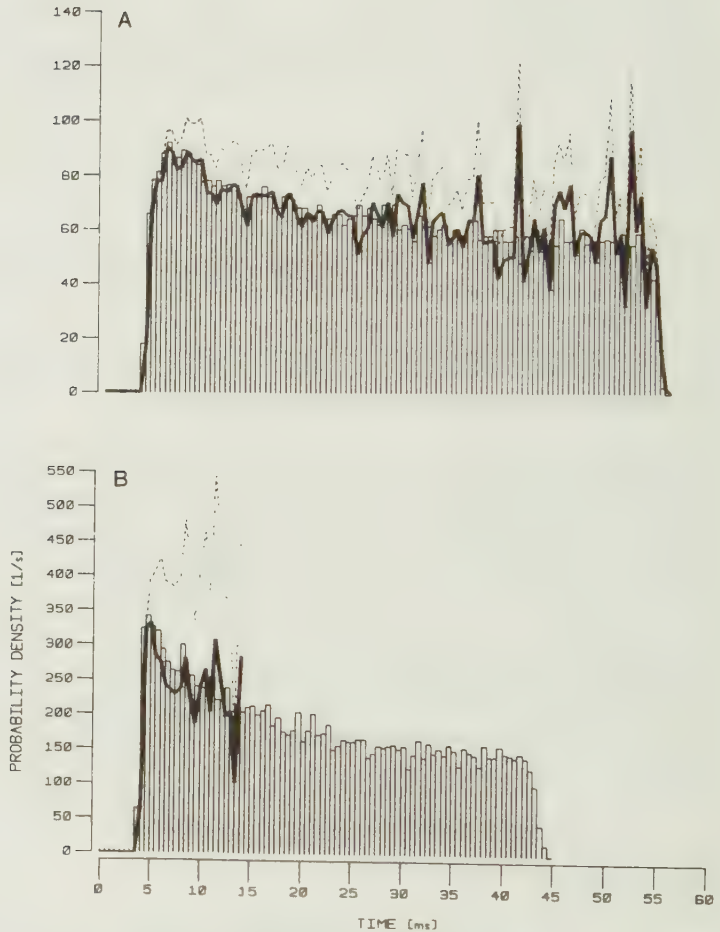


Abb. 57: Antwort zweier Hörnervenfaseren auf einen Tonburst. Die Trägerfrequenz des Tonbursts entspricht in beiden Fällen der charakteristischen Frequenz der Nervenfasern und beträgt in der Abb. A 17,5 kHz und in der Abb. B 9,3 kHz. Das Balkendiagramm gibt das experimentell erhaltene PST-Histogramm wieder, die punktierte Kurve zeigt das zugehörige RP-Histogramm und die fettgezeichnete Kurve stellt das aus einer Modellrechnung erhaltene PST-Histogramm dar. Die zugrundeliegenden Daten stammen von GRAY (1966). (aus LÜTKENHÖNER et al., 1980b)

Mit wachsender Entladungsrate stößt die Berechnung eines RP-Histogrammes aus einer Entladungsfolge auf zunehmende Schwierigkeiten, da die relative Häufigkeit langer Entladungsintervalle abnimmt. Schon bei den verhältnismäßig kleinen Entladungsraten in der Abb. 57 (B) gelang deshalb die Berechnung eines RP-Histogrammes nur für einen kleinen Zeitabschnitt. Bei höheren Entladungsraten muß man daher geeignete Modellannahmen über das RP-Histogramm machen, wenn man untersuchen will, wie die Form eines PST-Histogrammes von der Erholungsfunktion abhängt. Da der Anfangsteil des RP-Histogramms bei Reizung mit Bursts - eine ausreichend kurze Anstiegszeit des Burst vorausgesetzt - in erster Näherung die Gestalt einer Sprungfunktion hat, kommt in diesem Zusammenhang den in Abschnitt 5.4 durchgeführten theoretischen Untersuchungen eine große Bedeutung zu. Der Umstand, daß in einem experimentell erhaltenen RP-Histogramm eine langsame Abnahme der Entladungsaktivitäten mit zunehmender Reizdauer zu finden ist (Adaptation), ist dabei für qualitative Betrachtungen unwesentlich, da der Abfall mit einer verhältnismäßig großen Zeitkonstante erfolgt.

6.2.2 Clicks

Auch für Click-Reize wurden von GRAY (1966, 1967) zu einigen PST-Histogrammen die zugehörigen RP-Histogramme veröffentlicht. Die Transformation eines RP-Histogramms in ein PST-Histogramm ist in diesen Fällen aber wesentlich problematischer als bei den beiden zuvor betrachteten Burst-Experimenten. Das liegt zum einen daran, daß die Entladungsrate in diesen mit Clicks erhaltenen Beispielen kurzzeitig bedeutend höher und die Klassenbreite der Histogramme bedeutend kleiner ist; fehlerhafte Annahmen bezüglich der Erholungsfunktion wirken sich deshalb wesentlich stärker auf das Ergebnis der Modellrechnung aus. Zum anderen kommt bei Clickreizen das bereits erwähnte Problem der "Zweitentladungen" (siehe Abschnitt 2.2.4) hinzu.

In dem Fall, der hier betrachtet werden soll, liegen die Verhältnisse noch vergleichsweise einfach. In Abb. 58 ist bei drei verschiedenen Reizintensitäten das experimentell erhaltene PST-Histogramm als dünne durchgezogene Kurve dargestellt, während das zugehörige RP-Histogramm gestrichelt gezeichnet wurde. Da in der Abbildung nur der erste Histogramm-Peak betrachtet wird und außerdem die Dauer dieses einen Peaks in der

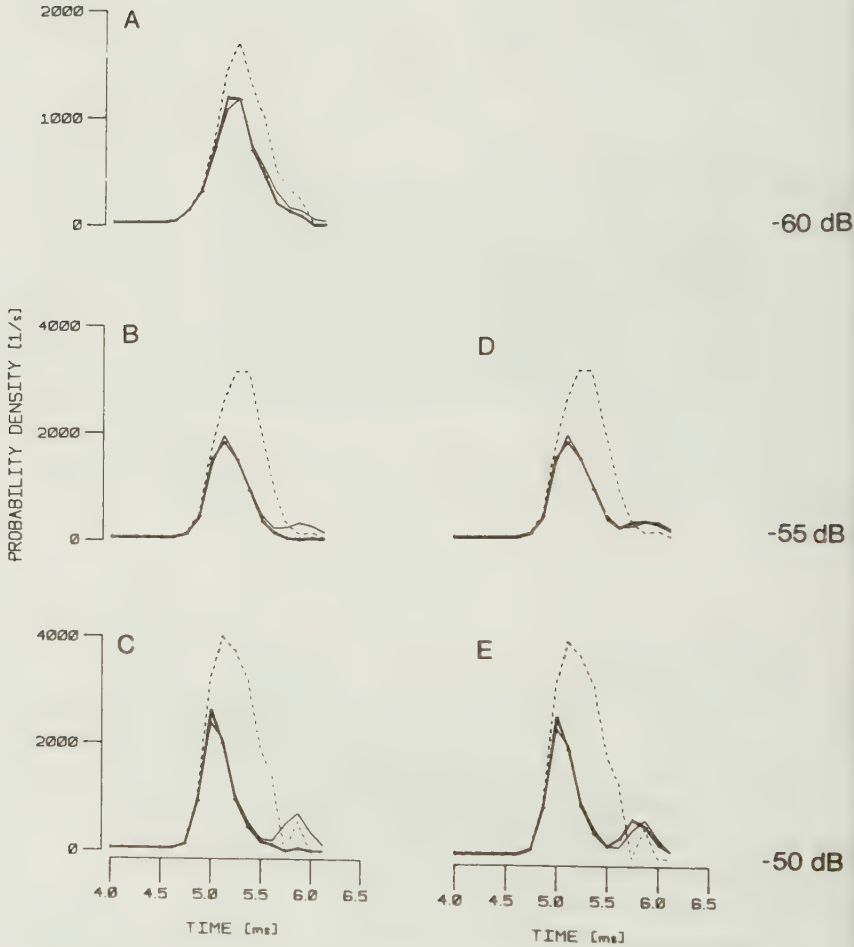


Abb. 58: Antwort einer Hörnervenfaser auf einen Clickreiz, dargestellt für drei Intensitäten. Die dünne durchgezogene Kurve zeigt das experimentell erhaltene PST-Histogramm, die punktierte Kurve das zugehörige RP-Histogramm und die fettgezeichnete Kurve das Ergebnis einer Modellrechnung. Die charakteristische Frequenz der Nervenfasern beträgt 480 Hz; die Daten stammen von GRAY (1966). (aus LÜTKENHÖNER et al., 1980b)

Größenordnung der absoluten Refraktärzeit liegt, erübrigt sich für die Modellrechnung eine Kenntnis der Erholungsfunktion ϕ_0 . Legt man eine absolute Refraktärzeit von 1 ms zugrunde, so werden die RP-Histogramme in die in der linken Spalte der Abb. 58 dick eingezeichneten Modell-PST-Histogramme transformiert. Ein Vergleich mit den experimentell erhaltenen PST-Histogrammen zeigt eine ausgezeichnete Übereinstimmung - mit Ausnahme einer kleinen Zacke in den beiden unteren PST-Histogrammen, die nicht vom Erholungsmodell reproduziert wird.

Wenn man davon ausgeht, daß die Erholungsfunktion einer Hörnervenfaser, wie Abschnitt 4.8 ergeben hat, nie größer als 1 wird, dann kann der Wert eines PST-Histogramms niemals größer als der entsprechende Wert des RP-Histogramms werden. Im Falle der besagten Zacke in Abb. 6.2 beobachtet man jedoch das genaue Gegenteil! Offenbar ist die Zacke durch Entladungen bedingt, die völlig andere Eigenschaften als die übrigen Entladungen besitzen. Es erscheint plausibel, daß es sich bei diesen Entladungen um die bereits in Abschnitt 2.2.4 vorgestellten "Zweitentladungen" handelt, also um Entladungen, die in bestimmten zeitlichen Abständen zu einer vorhergehenden Entladung mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit ablaufen. In Erweiterung des Konzepts der Erholungsfunktion wird daher die Gleichung 6.1.5 ersetzt durch

$$p_{j,k} = \Delta t \cdot a(j\Delta t) \phi_0(k\Delta t) + u_k, \quad (6.2.1)$$

wobei u_k nur für einige wenige Indizes k (meistens sogar nur für einen) von 0 verschieden sein soll (LÜTKENHÖNER et al., 1980b). Mit Hilfe des so modifizierten Modells wurden die in der rechten Spalte der Abb. 58 dick eingezeichneten Modell-PST-Histogramme gewonnen. Den Modellrechnungen liegt die Annahme zugrunde, daß (neben einer absoluten Refraktärzeit von 1 ms, wie schon in der linken Spalte) der zur Zeit 0,75 ms gehörige Wert u_k 0,175 (bei -55 dB) bzw. 0,275 (bei -50 dB) beträgt, während u_k in allen anderen Fällen gleich Null ist.

Die Werte u_k sollen nach LÜTKENHÖNER et al. (1980b) als *innere Entladungswahrscheinlichkeit* (intrinsic probability) bezeichnet werden, um anzudeuten, daß diese Wahrscheinlichkeiten nicht unmittelbar mit dem Eingangssignal zusammenhängen, sondern ihren Ursprung offenbar in einer dem probabilistischen Encoder innewohnenden Eigenschaft haben.

Die Beschreibung von Zweitentladungen mit Hilfe des Konzepts der inneren Wahrscheinlichkeiten kann nicht voll befriedigen. Zwar hängt die Wahrscheinlichkeitsdichte für eine Zweitentladung zum Zeitpunkt t offensichtlich nicht direkt vom Wert des RP-Histogramms zum Zeitpunkt t ab, aber eine Abhängigkeit von der mittleren Entladungsrate in dem unmittelbar vorhergehenden Zeitabschnitt ist unübersehbar (vgl. Abschnitt 2.2.4). Der genaue Zusammenhang erscheint aber sehr kompliziert, zumindest ist er anhand des gegenwärtig vorliegenden Datenmaterials nicht zu ermitteln.

Nicht immer erfolgen Zweitentladungen zeitlich so klar von den anderen Entladungen abgegrenzt wie in dem gerade diskutierten Fall. Häufig verschmelzen die durch Zweitentladungen bedingten "Zacken" im PST-Histogramm völlig mit den "gewöhnlichen" Peaks. Durch Analyse der Beziehung zwischen RP-Histogramm und PST-Histogramm mit Hilfe des erweiterten, auf Gleichung (6.2.1) basierenden Erholungsmodells ist es jedoch auch in diesen Fällen möglich, Zweitentladungen aufzudecken (LÖTKENHÖNER et al., 1980 b).

6.3 Einige Modellberechnungen zur Dauertonreizung

Die Periodenhistogramme, die man bei Darbietung niederfrequenter Tonreize hoher Intensität von Hörnervenfaseren ableitet, gleichen in erster Näherung einer gleichgerichteten Sinusschwingung (vgl. Abschnitt 2.2.2). Da hier anders als in den in den letzten beiden Abschnitten behandelten Fällen keine geeigneten experimentell gewonnenen RP-Histogramme zur Verfügung stehen, soll als Eingangssignal des Erholungsmodells die Funktion

$$a(t) = \begin{cases} a_0 \sin \omega t & \text{für } 0 \leq t < T/2 \\ 0 & \text{für } T/2 \leq t < T \end{cases} \quad (6.3.1)$$

gewählt werden, wobei $T=2\pi/\omega$ die Periodenlänge der Funktion $a(t)$ ist. Für den Sonderfall eines zeitabhängigen Poissonprozesses mit der Totzeit $x_a=(2i+1)T/2$ wurde bereits in Abschnitt 5.3 eine explizite Lösung für die Entladungswahrscheinlichkeit auf der Ausgangsseite des Modells (Periodenhistogramm) angegeben. Nimmt man an, daß die Totzeit 1 ms beträgt, dann

liegt dieser Fall zum Beispiel dann vor, wenn die Frequenz des Sinusreizes 500 Hz beträgt. Im allgemeinen ist es jedoch sehr schwierig, eine explizite Lösung zu finden; hier bietet sich eine numerische Untersuchung mit Hilfe der Markoffkettenversion des Erholungsmodells an.

Die gestrichelten Kurven der Abb. 59 zeigen einige Periodenhistogramme, die auf numerischem Wege unter der Annahme einer absoluten Refraktärzeit von 1 ms (zeitabhängiger Poissonprozeß mit Totzeit) für drei verschiedene Frequenzen und vier verschiedene Intensitäten erhalten wurden. Bei 500 Hz findet man (vgl. die in Abschnitt 5.3 angegebene explizite Formel) nur eine mit wachsender Intensität zunehmende Verschiebung des Bereiches maximaler Entladungsaktivität nach links. Bei 250 und 125 Hz dagegen ist das Periodenhistogramm bei hohen Reizintensitäten mehrgipflig. Betrachtet man statt des zeitabhängigen Poisson-Prozesses den Prozeß mit der Erholungsfunktion 4.8.4, so erhält man die durchgezogenen Kurven der Abb. 59. Wie man sieht, kommt es zwar zu einigen Veränderungen gegenüber den gestrichelten Kurven, die prinzipiellen Formmerkmale bleiben jedoch erhalten.

Nach den Ausführungen in Abschnitt 5.3 bleibt im Falle eines zeitabhängigen Poissonprozesses mit der Totzeit x_a die Form des Periodenhistogramms erhalten, wenn in Gleichung (6.3.1) a_0 durch θa_0 , ω durch $\theta\omega$ und T durch T/θ ersetzt wird, wobei θ den Wert $T/x_a + 1$ hat. Wenn die absolute Refraktärzeit 1 ms beträgt und der Sinusreiz die Frequenz 125 Hz hat, so erhält man für θ den Wert 9. Es ist also zu fordern, daß das Histogramm, das man für 125 Hz bei einer Amplitude $a_0=8000/s$ erhält, formgleich mit dem Histogramm ist, das man für 1125 Hz bei einer Amplitude $a_0=72000/s$ erhält. Es ist sehr aufschlußreich, wenn man diese analytisch hergeleitete Aussage einmal numerisch nachvollzieht.

Man betrachte dazu den Fall, daß vor einem Startzeitpunkt t_0 die Wahrscheinlichkeit für eine Entladung vernachlässigbar klein ist. Zum Zeitpunkt t_0 setze dann das durch Gleichung (6.3.1) gegebene Signal $a(t)$ ein. Der beschriebene Fall entspricht also einem idealisierten Tonburst-Experiment mit einer niederfrequenten Trägerfrequenz bei extrem hoher Reizintensität. Abbildung 60 zeigt das PST-Histogramm, das man für die ersten 30 Reizperioden auf der Ausgangsseite des Modells erhält. Zunächst findet man 4 einzelne Peaks im Abstand von 1 ms, also im Abstand der absoluten Refraktärzeit.

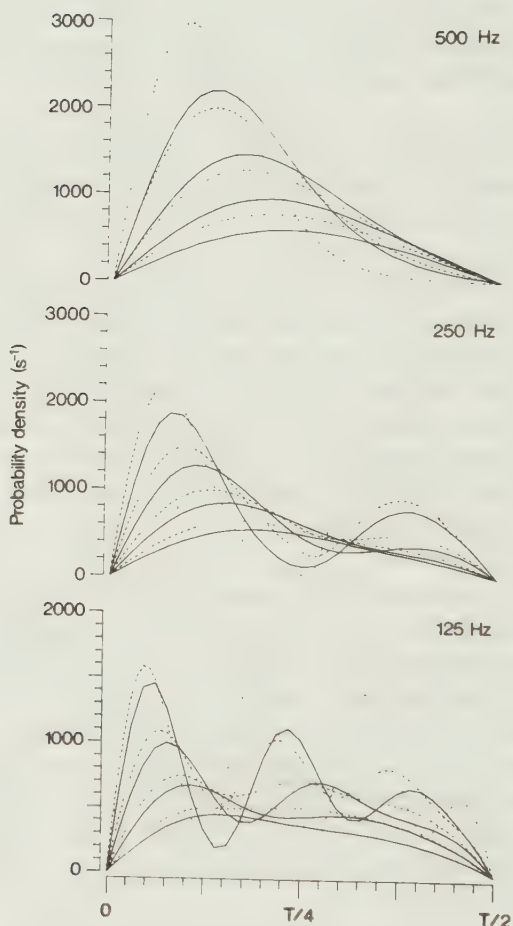


Abb. 59: Modellrechnungen zur Antwort einer Hörnervenfaser auf einen Tonreiz ("Periodenhistogramm"). Die punktierten Kurven wurden für den zeitabhängigen Poissonprozeß mit Totzeit erhalten, die durchgezogenen Kurven für das Erholungsmodell mit einer absoluten Refraktärzeit von 1 ms und einer exponentiellen Erholungsfunktion (Zeitkonstante 1 ms). Die Rechnung erfolgte für die Tonfrequenzen 500, 250 und 125 Hz; die RP-Dichte wurde als gleichgerichtete Sinusfunktion mit einer Amplitude von 1000, 2000, 4000 und 8000/s angenommen. Dargestellt ist jeweils eine halbe Reizperiode.

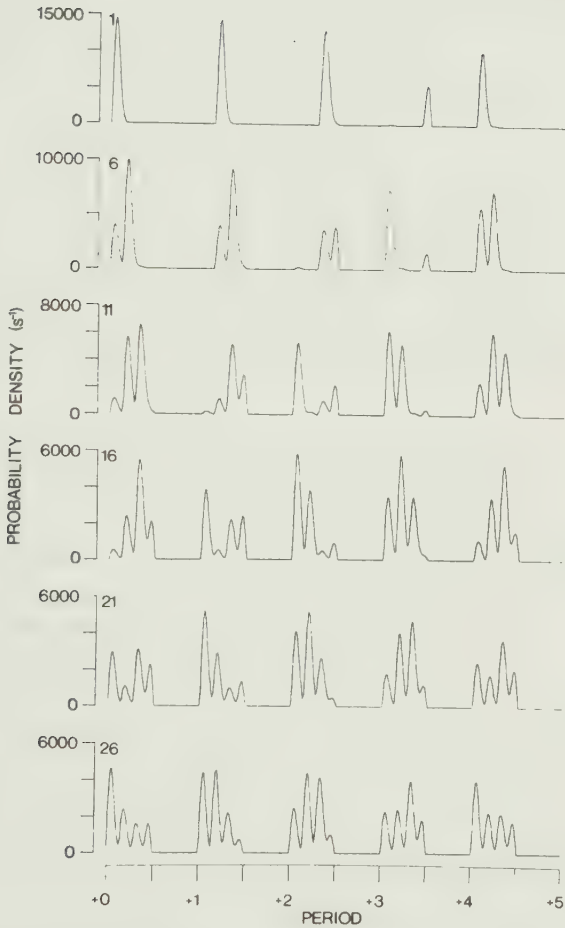


Abb. 60: Dargestellt sind die ersten 30 Reizperioden eines idealisierten Tonburstexperiments (die Nummer der ersten Periode einer jeden Spur ist jeweils in der linken oberen Ecke angegeben). Einzelheiten siehe Text.

Die Fläche unter den ersten drei Peaks hat einen Wert von fast 1, d.h. die Entladung während der Peaks 1 bis 3 ist ein nahezu sicheres Ereignis. Die Fläche unter dem vierten Peak ist dagegen deutlich geringer; rechnet man jedoch die Fläche des fünften Peaks hinzu, so erhält man wiederum den Wert 1. Dies kann man sich folgendermaßen klarmachen: Da die Reizperiode nur 0,889 ms beträgt, erfolgt auf die Reizperiode bezogen der zweite Peak 0,111 ms, der dritte Peak 0,222 ms und der vierte Peak 0,333 ms nach dem ersten Peak; der vierte Peak "rutscht" also gewissermaßen in die zweite Halbperiode hinein, in der das Eingangssignal $a(t)$ den Wert 0 hat. Seine Amplitude fällt daher gegenüber den drei vorangegangenen Peaks stark ab. In all den Fällen, während des vierten Peaks keine Entladung erfolgte, findet unmittelbar zu Beginn der nächsten Reizperiode eine Entladung statt; auf diese Weise entsteht der fünfte Peak.

Im weiteren Verlauf dieses Modell-Experiments werden die Verhältnisse immer verwickelter. Selbst nach der dreißigsten Reizperiode hat sich noch kein stationärer Zustand eingestellt; dies geschieht erst nach mehr als 100 Reizperioden. Die gestrichelte Kurve in Abb. 61 zeigt ein Bild dieses stationären Zustandes ("Periodenhistogramm", dargestellt ist nur eine Halbperiode). Ein Vergleich mit der entsprechenden Kurve in der Abb. 59 (unteres Diagramm, gestrichelte Kurve mit der größten Amplitude) zeigt tatsächlich die zu fordernde Formgleichheit. Der Vollständigkeit halber sei noch darauf hingewiesen, daß sich die Form des Periodenhistogramms völlig ändert, wenn zusätzlich zu einer absoluten Refraktärzeit noch eine relative Refraktärzeit (Erholungsfunktion (4.8.3) mit $b=1$ und $\tau=1$ ms) angenommen wird. Statt einer viergipfligen Kurve erhält man nun eine zweigipflige Kurve (durchgezogene Kurve in Abb. 61).

Das zuletzt vorgestellte Modellexperiment ist eigentlich völlig untypisch für Untersuchungen mit dem Markoffkettenmodell, da normalerweise schon nach wenigen Reizperioden ein für die praktischen Erfordernisse als stationär anzusehender Zustand erreicht wird. Aber gerade die soeben untersuchten extremen Bedingungen (hohe Reizintensität; Reizperiode und absolute Refraktärzeit in der gleichen Größenordnung bei fehlender relativer Refraktärzeit) erlauben einen tiefen Einblick in die Arbeitsweise des Modells. Die Tatsache, daß auch unter diesen extremen Bedingungen eine aus analytischen Überlegun-

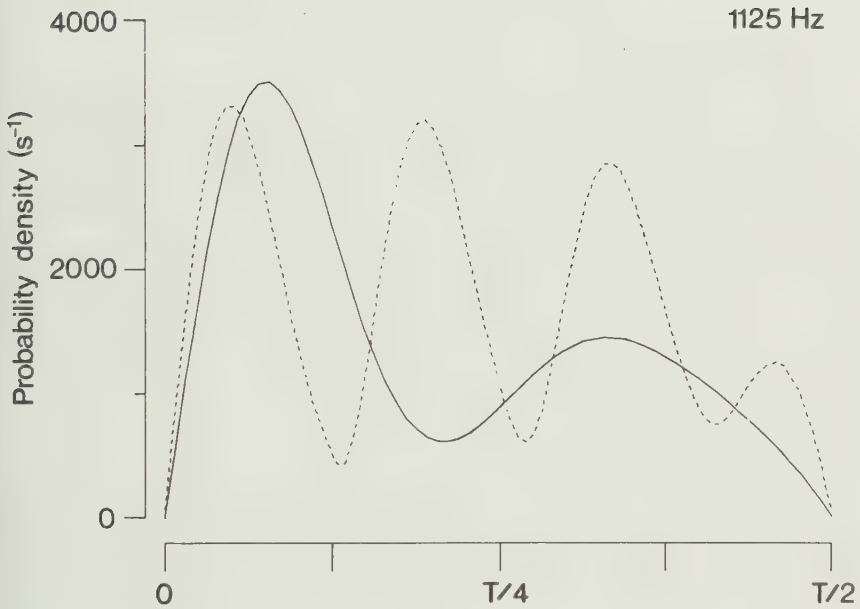


Abb. 61: Modellrechnung zur Antwort einer Hörnervenfaser auf einen Tonreiz ("Periodenhistogramm"). Einzelheiten siehe Text.

gen bekannte Eigenschaft numerisch bestätigt werden kann, ist ein starkes Indiz für die Zuverlässigkeit der mit Hilfe des Markoffkettenmodells durchgeführten numerischen Untersuchungen.

7. DISKUSSION

Während in den vorangegangenen Kapiteln mehr das mathematische Vorgehen im Vordergrund stand, sollen nun zum Abschluß die in dieser Arbeit nach und nach vorgestellten Modellkonzepte losgelöst von mathematischen Detailproblemen einer synoptischen Betrachtung unterzogen werden.

7.1 Das Konzept der Erholungsfunktion im Vergleich mit dem Konzept der Skalierungseigenschaft

Im Verlaufe des Kapitels 4 wurden zwei grundverschiedene Modellkonzepte vorgestellt: Das Konzept der Skalierungseigenschaft und das Konzept der Erholungsfunktion. Zwei Dichtefunktionen f (und natürlich auch zwei altersabhängige Ausfallraten ϕ) sind ähnlich im Sinne des *Konzepts der Skalierungseigenschaft*, wenn sie durch eine geeignete Skalierung von Abszissen- und Ordinatenachse zur Deckung gebracht werden können. Zwei altersabhängige Ausfallraten ϕ sind ähnlich im Sinne des *Konzepts der Erholungsfunktion*, wenn sie durch eine geeignete Skalierung allein der Ordinatenachse zur Deckung gebracht werden können. In der Regel schließen sich die beiden Konzepte gegenseitig aus; eine Ausnahme bildet der Poissonprozeß, der beiden Konzepten gerecht wird.

Beide Konzepte wurden zunächst für solche Prozesse formuliert, die - anschaulich ausgedrückt - vollständig durch ihr Intervallhistogramm beschrieben sind (in der mathematischen Terminologie: ein normaler Erneuerungsprozess); sie lassen sich jedoch leicht so erweitern, daß sie auch auf zeitabhängige Prozesse angewandt werden können. Eine Verallgemeinerung des Konzeptes der Erholungsfunktion bildet die Grundlage für die Kapitel 5 und 6 dieser Arbeit. Eine Verallgemeinerung des Konzeptes der Skalierungseigenschaft wurde ausführlich von GESTRI und Mitarbeitern untersucht (GESTRI und PETRACCHI, 1970; GESTRI, 1971; GESTRI et al., 1980).

Grundlage für eine Verallgemeinerung des Konzeptes der Skalierungseigenschaft ist eine nichtlineare Zeittransformation: Wenn $n(t)$ die Entladungsrate als Funktion der Zeit ist, dann wird eine transformierte Zeit θ definiert durch

$$\theta = \int_0^t n(x) dx . \quad (7.1.1)$$

Das verallgemeinerte Konzept der Skalierungseigenschaft beruht nun darauf, daß die Skalierungseigenschaft nicht für die Verteilung der in der realen Zeit t gemessenen Entladungsintervalle, sondern für die Verteilung der in der transformierten Zeit θ gemessenen Entladungsintervalle gefordert wird.²⁸

Im Rahmen mancher größerer Modellzusammenhänge (siehe z.B. SIEBERT, 1965, 1970) mag das Konzept der Skalierungseigenschaft zwar einige Vorteile gegenüber dem Konzept der Erholungsfunktion bieten, da die entstehenden mathematischen Probleme bisweilen leichter zu lösen sind; abgesehen von diesem Punkt scheint das Konzept der Erholungsfunktion jedoch in jeder Hinsicht überlegen zu sein. So wurde bereits in Abschnitt 4.4 darauf aufmerksam gemacht, daß dem Konzept der Skalierungseigenschaft gemäß der Modalwert eines von einer spontanaktiven Hörnervenfaser abgeleiteten Intervallhistogramms (abzüglich der absoluten Refraktärzeit) dem mittleren Entladungsintervall (abzüglich der absoluten Refraktärzeit) proportional sein sollte. Tatsächlich findet man jedoch nur eine geringe Abhängigkeit des Modalwertes von der mittleren Entladungsrate, genau wie es dem Konzept der Erholungsfunktion gemäß zu erwarten ist, wenn man den Fall allzu kleiner mittlerer Entladungsraten außer acht läßt (siehe Abschnitt 4.9 und 4.10).

Besonders deutlich treten die Schwächen des Konzepts der Skalierungseigenschaft bei extrem hohen Entladungsraten in Erscheinung. In einem Gedankenexperiment betrachte man dazu den in Abschnitt 5.4 untersuchten modifizierten Erneuerungsprozess, der gekennzeichnet ist durch einen sprunghaften Übergang der altersabhängigen Ausfallrate von ϕ_* nach ϕ zur Zeit $t=0$. Man nehme nun an, daß die erste auf die Sprungstelle folgende Entladung in einem Zeitintervall $I=[t_1, t_2]$ mit $0 \leq t_1 < t_2$ erfolgt, und betrachte das Intervall bis zur zweiten Entladung. Selbstverständlich erhält man für die Verteilungsdichte des in der realen Zeit t gemessenen Entladungsintervalls stets die zu ϕ gehörige Dichtefunktion f , unabhängig von ϕ_* und I . Dagegen ist die Dichtefunktion für die in der transformierten Zeit θ gemessenen Entladungsintervalle nur dann von ϕ_* und I unabhängig, wenn die in der Transformationsgleichung (7.1.1) enthaltene Entladungsrate $n(t)$ für $t > t_1$ konstant ist. Genaugenommen ist das jedoch nur für $\phi_* = \phi$ der Fall; näherungsweise kann $n(t)$ als konstant angenommen werden, wenn sich die zu ϕ_* und ϕ gehörigen mittleren

²⁸Details, wie zum Beispiel die Berücksichtigung einer absoluten Refraktärzeit, entnehme man den Originalarbeiten; die Transformation (7.1.1) geht auf FITZHUGH (1958) zurück.

Entladungsraten $\bar{n}_*$ und $\bar{n}$ nicht allzusehr unterscheiden bzw. $\bar{n}_*$ und $\bar{n}$ relativ klein sind (vgl. die in Abschnitt 5.4 dargestellten Erneuerungsfunktionen).²⁹ Es liegt somit die Situation vor, daß eine Zeittransformation im Sinne des verallgemeinerten Konzepts der Skalierungseigenschaft gerade das Gegenteil von dem bewirkt, was bezweckt war: Anstatt unterschiedliche Dichtefunktionen ineinander überzuführen, werden identische Dichtefunktionen in eine Schar verschiedener Dichtefunktionen transformiert.

Ein mehr grundsätzlicher Unterschied zwischen den beiden hier betrachteten Konzepten besteht darin, daß im Falle des Konzepts der Skalierungseigenschaft die Entladungsrate $n(t)$ gegeben sein muß, um die Zeittransformation (7.1.1) anbringen zu können. Eines der Hauptziele dieser Arbeit war es jedoch gerade, die Funktion $n(t)$ zu berechnen.

7.2 Möglichkeiten und Grenzen des Konzepts der Erholungsfunktion

Die Annahme, daß das Entladungsverhalten einer Hörnervenfaser für beliebige Reizdarbietungen näherungsweise dem Konzept der Erholungsfunktion folgt, ist alles andere als selbstverständlich. Es erscheint daher sinnvoll, noch einmal im Zusammenhang darzulegen, wo das Konzept in Einklang mit den derzeit vorliegenden experimentellen Daten ist und wo sich Unstimmigkeiten ergeben.

Die Idee für das Konzept der Erholungsfunktion kam - wie in Abschnitt 4.8 ausführlich dargelegt wurde - durch die Beobachtung zustande, daß die PDT-Histogramme die GRAY (1966, 1967) von Hörnervenfaseren im Zustand der Spontanaktivität bzw. unter Darbietung hochfrequenter (>5 kHz) Dauertonreize erhalten hat, eine ähnliche Form besitzen: Alle Histogramme lassen sich durch eine geeignete Normierung der Ordinatenachse auf eine einheitliche Funktion, die Erholungsfunktion, zurückführen. Allerdings liegen die mittleren Entladungsraten in den betrachteten Fällen in dem verhältnismäßig engen Bereich zwischen 22 und 118/s. Dagegen wurden Hörnervfasern mit nur wenigen Spontanentladungen pro Minute beschrieben (KIANG et al., 1965), und mit Hilfe von Dauertonreizen hoher Intensität ließen sich mittlere

²⁹ Tatsächlich versagt das Konzept der Skalierungseigenschaft bei der Beschreibung experimenteller Daten gerade dann, wenn eine Nervenfasern plötzlich und mit hoher Intensität aktiviert wird, so daß man im PST-Histogramm lang andauernde Oszillationen findet. In diesem Falle ist auch das zeittransformierte Intervallhistogramm mehrgipflig (siehe GESTRI et al., 1980: Fig. 8).

Entladungsraten bis zu 300/s auslösen (PALMER und EVANS, 1980).³⁰ Inwieweit das Konzept der Erholungsfunktion auch für diesen wesentlich erweiterten Bereich Gültigkeit besitzt, kann derzeit mangels geeigneter experimenteller Daten nicht abschließend beantwortet werden. Schon jetzt gibt es jedoch Hinweise dafür, daß das Konzept für sehr kleine Entladungsraten versagt: In Abschnitt 4.10 wurde gezeigt, daß die experimentell erhaltenen Modalwerte der Wahrscheinlichkeitsdichtefunktion ("Intervallhistogramm") mit abnehmender mittlerer Entladungsrate wesentlich langsamer zunehmen, als dies auf Grund des Konzeptes der Erholungsfunktion zu erwarten wäre. Eine Erklärung dafür ergibt sich möglicherweise aus der Form der in Abschnitt 4.8 erhaltenen Erholungsfunktion, die auf zwei Prozesse mit unterschiedlichen Zeitkonstanten hindeutet. Die experimentell gefundene Beziehung zwischen Modalwert und mittlerer Entladungsrate läßt sich theoretisch so erklären, daß der Prozeß mit der größeren Zeitkonstante mit abnehmender mittlerer Entladungsrate an Bedeutung verliert. Anschaulich würde dies bedeuten, daß die Erholung der an der Entstehung einer Entladung beteiligten Prozesse umso schneller abläuft, je niedriger das mittlere Entladungsniveau ist.

In Abschnitt 5.1 und 6.1 wurde das Konzept der Erholungsfunktion etwas allgemeiner formuliert für den Fall, daß die mittlere Entladungsrate eine Funktion der Zeit ist. Nach dem verallgemeinerten Konzept der Erholungsfunktion genügt die Kenntnis von RP-Histogramm und Erholungsfunktion, um sämtliche Eigenschaften des Entladungsverhaltens einer Nervenfaser berechnen zu können.

Für den Fall einer niederfrequenten Dauertonreizung liegen leider nur unvollständige RP-Histogramme (GRAY, 1966) vor, so daß man hier derzeit ausschließlich auf Modellannahmen über das RP-Histogramm angewiesen ist. Die auf diese Weise berechneten Modell-Periodenhistogramme sind jedoch in guter Übereinstimmung mit den experimentell erhaltenen Periodenhistogrammen, indem sie bei hohen mittleren Entladungsraten eine asymmetrische Form annehmen. Bei niedrigen Frequenzen (z.B. 125 Hz) und sehr hohen mittleren Entladungsraten (>200/s) sind nach den Modellrechnungen sogar mehrgipflige Periodenhistogramme zu erwarten. Tatsächlich findet man auch experimentell solche mehrgipfligen Periodenhistogramme,

³⁰ In der Praxis muß natürlich auch ein "Dauertonreiz" Anfang und Ende besitzen; es handelt sich also strenggenommen um einen Tonburst. Die mittlere Entladungsrate hängt daher stark von den experimentellen Gegebenheiten (Dauer des Tonbursts, Wiederholungsrate, ...) ab.

jedoch sind in diesen Fällen nach Mitteilung von GRAY (1966), der sich auf unveröffentlichte Daten von KIANG beruft, schon die zugehörigen RP-Histogramme mehrgipflig. Eine Mehrgipfligkeit bei Tonfrequenzen von mehr als 1000 Hz ist nach den theoretischen Betrachtungen in Abschnitt 5.3 sowie den Modelluntersuchungen in Abschnitt 6.3 erst bei mittleren Entladungsraten zu erwarten, die nahe an der durch die absolute Refraktärzeit festgelegten oberen Grenze ($>1000/s$) liegen. Derart hohe mittlere Entladungsraten sind jedoch wegen der bei Dauertonreizung auftretenden Adaptation nicht möglich.

Zur Beurteilung eines Burstexperimentes ist die Anstiegszeit des Bursts ein entscheidender Parameter. In den beiden in der Abb. 57 untersuchten Fällen, wo die Anstiegszeit in der Größenordnung von einigen Millisekunden liegt, wird das experimentell erhaltene RP-Histogramm unter Zugrundelegung der in Abschnitt 4.8 gezeigten Erholungsfunktion in zufriedenstellender Weise in das experimentell erhaltene PST-Histogramm abgebildet. Für kürzere Anstiegszeiten ist man leider wiederum auf reine Modelluntersuchungen angewiesen, da für diesen Fall keine RP-Histogramme vorliegen. Mit Hilfe solcher Modelluntersuchungen konnte in Abschnitt 5.4 gezeigt werden, daß bei extrem kurzer Anstiegszeit und hoher Reizintensität (entsprechend hoher RP-Dichte) im PST-Histogramm ein Schwingungsphänomen auftritt. Diese Modellvorhersage wird experimentell voll bestätigt (siehe Abb. 27 (E)-(F)).

Große Probleme treten auf, wenn man die Antwort einer Hörnervenfaser mit einer charakteristischen Frequenz von weniger als 5 kHz auf einen Clickreiz hoher Intensität betrachtet. Hierfür sind zwei Punkte maßgeblich. Zum einen wirkt sich eine ungenaue Kenntnis der Erholungsfunktion umso stärker aus, je höher die Entladungsrate ist; dies wird natürlich besonders deutlich, wenn, wie in einem Click-Experiment üblich, die Klassenbreite des PST-Histogrammes nur den Bruchteil einer Millisekunde beträgt. Zum zweiten wurde bei Reizung mit Clicks hoher Intensität ein Phänomen vorgefunden, das sich mit Hilfe des Konzepts der Erholungsfunktion prinzipiell nicht beherrschen läßt: die Zweitentladungen. Das in Abschnitt 6.2.2 formulierte Konzept der inneren Wahrscheinlichkeiten darf nur als Notbehelf betrachtet werden, der in Ergänzung des Konzepts der Erholungsfunktion dazu dient, experimentell vorgefundene Zweitentladungen formal zu beschreiben; es eignet sich keinesfalls dazu, um für eine bestimmte experimentelle Situation Zweitentladungen vorherzusagen.

Zusammenfassend kann man also feststellen, daß das Konzept der Erholungsfunktion im großen und ganzen durch die vorliegenden experimentellen Daten bestätigt wird. Die oben für sehr kleine Entladungsraten festgestellten Abweichungen machen sich nur im Intervallhistogramm, nicht jedoch im PST-Histogramm bemerkbar; in der Praxis kann man sie daher wohl vernachlässigen. Schwerwiegender sind die bei Reizung mit Clicks hoher Intensität auftretenden Unstimmigkeiten, da sie den engen Rahmen des Konzepts der Erholungsfunktion sprengen.

7.3 Erholungsvorgänge als Ursache nichtlinearer Erscheinungen

Auch ohne die in einem System ablaufenden Vorgänge zu kennen, kann man versuchen, eine Beziehung zwischen Eingangs- und Ausgangsgrößen eines Systems herzustellen (Black-Box-Analyse). Im Falle eines linearen Filters genügt es zum Beispiel, die Impulsantwort des Filters zu kennen, um zu einer beliebigen Eingangsgröße die zugehörige Ausgangsgröße berechnen zu können. Betrachtet man die Transformation eines akustischen Reizes in die Entladungsdichte einer Hörnervenfaser, so liegen die Verhältnisse selbstverständlich wesentlich komplizierter, da hier nichtlineare Vorgänge beteiligt sind. Wenn man jedoch annimmt, daß diese Transformation durch eine Kette linearer Filter und gedächtnisloser Nichtlinearitäten beschrieben werden kann, dann gelingt es auch in diesem Falle, aus der Beziehung zwischen Eingangs- und Ausgangsgröße die Filtereigenschaften des Systems zu bestimmen (reverse correlation: de BOER und de JONGH, 1978; siehe auch Abschnitt 3.3.3). In diesem Zusammenhang erscheint es zweckmäßig, sich einmal Gedanken darüber zu machen, inwieweit Erholungsvorgänge als Quelle einer Nichtlinearität in Betracht gezogen werden müssen.

Man vergleiche also die gewöhnliche Entladungsdichte mit der Entladungsdichte nach Ablauf aller Erholungsvorgänge (RP-Dichte). Solange die RP-Dichte hinreichend klein ist (bei Hörnervenfaseren z.B. $< 50/s$, um eine Grenze zu nennen), sind RP-Dichte und Entladungsdichte nahezu identisch. In dem anderen Extremfall, daß die RP-Dichte sehr hoch ist (größer als der Kehrwert der absoluten Refraktärzeit, also $> 1000/s$), ist die Beziehung zwischen RP-Dichte und Entladungsdichte dagegen äußerst nichtlinear, und zwar in einer Weise, die mit der Annahme einer gedächtnislosen Nichtlinearität unvereinbar ist: Angenommen, es ging eine Phase hoher Entladungsaktivität voraus, dann folgt zwangsläufig eine Phase reduzierter Aktivität; auf diese Weise kann es zu "Oszillationen" kommen, wie sie sowohl im Experiment

(Abschnitt 2.2.3) als auch im Modellversuch (Abschnitt 5.4) gefunden wurden. Bei "mittelhohen" RP-Dichten sind Erholungsvorgänge z.B. für asymmetrische Peaks im PST-Histogramm verantwortlich (Linksverschiebung des Modalwertes). Auf das Sättigungsverhalten der mittleren Entladungsrate (vgl. Abb. 50) haben Erholungsvorgänge insbesondere bei kurzen Reizdarbietungen (Größenordnung einige Millisekunden) einen entscheidenden Einfluß, während bei längeren Reizdarbietungen wohl Adaptationsvorgänge die entscheidende Rolle spielen.

De BOER und de JONGH (1978) benutzten zur Bestimmung ihrer "Revcor"-Funktion ein weißes Rauschen als akustischen Reiz, dessen Intensität 20-40 dB über der Schwelle für die untersuchte Hörnervenfaser lag. Das bedeutet, daß die Entladungsraten entweder bereits im Sättigungsbereich waren oder doch zumindest an der Grenze zum Sättigungsbereich lagen. Bei so hohen Entladungsraten muß man wohl damit rechnen, daß Erholungsvorgänge einen deutlichen Einfluß auf die Entladungsrate nehmen. Inwieweit dieser Einfluß auch auf die Form der erhaltenen Revcor-Funktionen durchschlägt, läßt sich jedoch ohne eine eingehendere Untersuchung, die den Rahmen dieser Arbeit sprengen würde, schwer abschätzen.

Die Unstimmigkeiten, auf die de BOER und de JONGH stießen, als sie versuchten, die Modellvorstellungen, die der "Reverse-Correlation"-Methode zugrunde liegen, anhand experimentell erhaltener PST-Histogramme zu verifizieren (abweichende Amplitudenverhältnisse der Histogramm-Peaks von Modell und Experiment, fehlende Symmetrie der Peaks im experimentellen PST-Histogramm), sind wohl in erster Linie darauf zurückzuführen, daß in ihrem Modell als Auslöser der Nervenfasarentladungen ein zeitabhängiger Poissonprozeß angenommen wird; die Erholungseigenschaften einer Hörnervenfaser werden also nicht berücksichtigt. Bereits de JONGH (1977) führte die gefundenen Unstimmigkeiten auf Refraktäreigenschaften der Nervenfasern bzw. synaptische Vorgänge zurück, ohne dies allerdings in dem von ihm vorgeschlagenen Modellansatz näher zu präzisieren. Ersetzt man in dem Modell von de BOER und de JONGH (1978) den zeitabhängigen Poissonprozeß durch das in dieser Arbeit vorgestellte Erholungsmodell, so dürfte sich die Modellmodifikation von de JONGH (1977) erübrigen.

7.4 Ein Ausblick auf erforderliche weitere Forschungsarbeiten

Es bedarf noch vieler theoretischer und experimenteller Untersuchungen, bis angesichts der ziemlich verwickelten Zusammenhänge das Entladungsverhalten einer Hörnervenfaser in allen Einzelheiten verstanden wird. Um dabei nicht auf halbem Wege stecken zu bleiben, sollte daher jede theoretische Untersuchung konkrete Fragen für neue experimentelle Untersuchungen aufwerfen und umgekehrt. Am Ende dieser Arbeit daher eine Zusammenstellung von Problemen, die experimentell abgeklärt werden müssen, bevor die hier begonnenen Modelluntersuchungen weitergeführt werden können.

- Anhand der spärlichen Daten, die gegenwärtig verfügbar sind, kann über den Gültigkeitsbereich des Konzepts der Erholungsfunktion noch kein abschließendes Urteil gefällt werden. Zu klären ist erstens, inwieweit sich die Erholungsfunktionen von Hörnervenfaser im Zustand der Spontanaktivität unterscheiden (Einfluß der Spontanentladungsrate?). Zweitens muß geprüft werden, inwieweit sich die Erholungsfunktion einer Hörnervenfaser ändert, wenn die mittlere Entladungsrate durch Darbietung eines hochfrequenten Dauertones über die spontane Entladungsrate hinaus angehoben wird.
- Es sollte geprüft werden, ob die Form der Erholungsfunktion von der Länge der Reizdarbietung abhängt. Von möglichen Einflüssen der Reizdauer abzutrennen ist dabei der Einfluß der mittleren Entladungsrate, die mit fortschreitender Versuchsdauer infolge von Adaptationsvorgängen abnimmt.
- Sehr wichtig ist die weitere Erforschung des Phänomens der Zweitentladungen. Hierzu sind insbesondere gründliche Untersuchungen bedingter Entladungswahrscheinlichkeiten bei Darbietung von Clickreizen erforderlich. Zunächst sollte abgeklärt werden, unter welchen Umständen Zweitentladungen auftreten. Langfristig muß nach Konzepten gesucht werden, wie sich Zweitentladungen quantitativ vorhersagen lassen.

MATHEMATISCHER ANHANG A: Ergänzungen zum normalen Erneuerungsprozeß

Ein normaler Erneuerungsprozeß ist - wie in Abschnitt 4.1 dargelegt - dadurch charakterisiert, daß die Intervalle zwischen zwei aufeinanderfolgenden Erneuerungen alle die gleiche Verteilungsdichtefunktion f besitzen, unabhängig von der Anordnung der Intervalle innerhalb einer Folge von Erneuerungen. In Kapitel 4 wird häufig nicht die Dichtefunktion f bzw. $\tilde{f}$, sondern die dazu äquivalente altersabhängige Ausfallrate ϕ bzw. $\tilde{\phi}$ vorgegeben. Bei diesem Vorgehen ist zu beachten, daß für $\tilde{f}$ die Normierungsbedingung (4.2.7) erfüllt sein muß. Um zu überprüfen, was diese Normierungsbedingung für $\tilde{\phi}$ bedeutet, setze man (4.2.13) ein in (4.2.7):

$$1 = \int_0^{\infty} \tilde{\phi}(x) \cdot \exp\left[-\int_0^x \tilde{\phi}(u) du\right] dx .$$

Ausführung der Integration liefert

$$1 = 1 - \exp\left[-\int_0^{\infty} \tilde{\phi}(u) du\right] ,$$

die Normierungsbedingung (4.2.7) ist also äquivalent zu

$$\lim_{x \rightarrow \infty} \tilde{G}(x) = 0 . \quad (A1)$$

Man kann sich leicht überlegen, daß die Bedingung (A1) stets dann erfüllt ist, wenn

$$\lim_{x \rightarrow \infty} \tilde{\phi}(x) = a > 0 \quad (A2)$$

gilt. In diesem Falle gibt es nämlich eine Zahl x_2 mit der Eigenschaft $\tilde{\phi}(x) > \frac{a}{2}$ für $x > x_2$. Für $x > x_2$ erhält man somit die Abschätzung

$$\tilde{G}(x) < \exp\left[-\int_0^{x_2} \tilde{\phi}(u) du\right] \cdot \exp\left[-\frac{a}{2}(x-x_2)\right] . \quad (A3)$$

Da $\tilde{G}(x)$ nicht negativ ist und der zweite Term auf der rechten Seite der Ungleichung (A3) für $x \rightarrow \infty$ gegen 0 strebt, ist in der Tat die Bedingung (A1) erfüllt. Umgekehrt ist (A1) natürlich keine hinreichende Bedingung für (A2). Man betrachte beispiels-

weise den Erneuerungsprozeß mit der altersabhängigen Ausfallrate

$$\tilde{\phi}(x) = \frac{1}{x+1} . \quad (A4)$$

Die zugehörige Überlebensfunktion ist

$$\tilde{G}(x) = \frac{1}{x+1} ;$$

altersabhängige Ausfallrate und Überlebensfunktion sind also in diesem Falle identisch. Wie man sieht, gilt zwar (A1), nicht jedoch (A2).

Der wohl wichtigste Parameter eines Erneuerungsprozesses ist die mittlere Lebensdauer $\bar{x}$ (mittleres Intervall zwischen zwei aufeinanderfolgenden Erneuerungen) bzw. ihr Kehrwert, die mittlere Erneuerungsrate $\bar{n}$ (mittlere Entladungsrate in der neurophysiologischen Terminologie). Im folgenden soll nicht die mittlere Lebensdauer $\bar{x}$, sondern die mittlere Lebensdauer abzüglich einer Totzeit x_a (absolute Refraktärzeit in der neurophysiologischen Terminologie), also $\tilde{x} = \bar{x} - x_a$, betrachtet werden. Die Größe $\tilde{x}$ stellt das erste Moment einer Zufallsvariablen mit der Dichtefunktion $\tilde{f}$ dar, ist also gegeben durch

$$\tilde{x} = \int_0^{\infty} x \tilde{f}(x) dx . \quad (A5)$$

Diese Formel zur Berechnung von $\tilde{x}$ ist ungünstig, wenn statt der Dichte $\tilde{f}$ die altersabhängige Ausfallrate $\tilde{\phi}$ gegeben ist. Es soll nun gezeigt werden, daß, wenn die Bedingung

$$\lim_{x \rightarrow \infty} x \tilde{G}(x) = 0 \quad (A6)$$

erfüllt ist, $\tilde{x}$ auch mit Hilfe der Gleichung

$$\tilde{x} = \int_0^{\infty} \tilde{G}(x) dx \quad (A7)$$

berechnet werden kann. Dazu wird das Integral in (A5) zunächst partiell integriert:

$$\begin{aligned} \int_0^x u \tilde{f}(u) du &= x \cdot \tilde{F}(x) - \int_0^x \tilde{F}(u) du \\ &= x \cdot (1 - \tilde{G}(x)) - \int_0^x (1 - \tilde{G}(u)) du \\ &= -x \cdot \tilde{G}(x) + \int_0^x \tilde{G}(u) du . \end{aligned}$$

Die Behauptung, daß unter der Bedingung (A6) die Formel (A7) gilt, folgt durch den Grenzübergang $x \rightarrow \infty$.

Man überlegt sich leicht, daß Bedingung (A2) nicht nur hinreichend für (A1), sondern auch für (A6) ist. Dazu wird $G(x)$ in der gleichen Weise wie oben abgeschätzt (Ungleichung (A3)). Die Behauptung folgt dann sofort aus der Eigenschaft der Funktion $\exp(x)$, schneller gegen Unendlich zu gehen als x (sogar schneller als jede Potenz von x). Der oben als Beispiel angegebene, durch Gleichung (A4) definierte Erneuerungsprozeß erfüllt die Bedingung (A6) offensichtlich nicht. Für $\tilde{x}$ erhält man in diesem Falle keinen endlichen Wert, da

$$\int_0^x u \tilde{f}(u) du = \int_0^x \frac{u}{(u+1)^2} du = \frac{1}{x+1} + \log(x+1) - 1$$

für $x \rightarrow \infty$ keinen Grenzwert besitzt. Die in (A4) angegebene altersabhängige Ausfallrate $\tilde{f}$ führt also zwar zu einer "erlaubten" Dichtefunktion $\tilde{f}$, die mittlere Lebensdauer des Erneuerungsprozesses ist jedoch "unendlich".

Die Erneuerungsprozesse, die in dieser Arbeit behandelt werden, besitzen - mit Ausnahme des soeben besprochenen Beispiels - alle eine altersabhängige Ausfallrate, die die Bedingung (A2) erfüllt. Folglich ist auch die Bedingung (A6) und erst recht die schwächere Bedingung (A1) erfüllt. Zur Berechnung von $\tilde{x}$ kann also von der Formel (A7) ausgegangen werden. Für die weiteren Überlegungen ist es hilfreich, eine Funktion

$$\psi(x) = 1 - \tilde{\phi}(x)/a \quad (A8)$$

einzuführen, wobei $a > 0$ wie oben wiederum den Grenzwert der Funktion $\tilde{\phi}(x)$ für $x \rightarrow \infty$ bedeuten soll. Aus (4.2.12) erhält man somit

$$\tilde{G}(x) = \exp(-ax) \cdot \exp\left[a \int_0^x \psi(u) du\right] .$$

Bezeichnet man die Stammfunktion von $\psi(x)$ mit $\Psi(x)$, also

$$\Psi(x) = \int_0^x \psi(u) du ,$$

so erhält man

$$\tilde{x} = \int_0^{\infty} \exp(-ax) \cdot \exp(a\Psi(x)) dx . \quad (A9)$$

Die Form dieser Gleichung legt die Substitution

$$y = \exp(-ax)$$

nahe, also

$$x = -\frac{1}{a} \log y$$

und

$$dx = -\frac{dy}{ay}.$$

Somit erhält man schließlich

$$\tilde{x} = \frac{1}{a} \cdot \int_0^1 \exp(a\psi(-\frac{1}{a} \log y)) dy. \quad (A 10)$$

Diese Gleichung soll sogleich angewandt werden, um $\tilde{x}$ für den in Abschnitt 4.9 behandelten Erneuerungsprozeß, der durch

$$\psi(x) = b \exp(-x/\tau), \quad (A 11)$$

also

$$\Psi(x) = b\tau(1-\exp(-x/\tau)),$$

charakterisiert werden kann, zu berechnen. Für $\tilde{x}$ erhält man in diesem Falle

$$\begin{aligned} & \frac{1}{a} \int_0^1 \exp[ab\tau \cdot (1-\exp(\frac{1}{a\tau} \log y))] dy \\ &= \frac{1}{a} \exp(ab\tau) \cdot \int_0^1 \exp(-ab\tau y)^{1/a\tau} dy. \end{aligned}$$

Mittels der Substitution

$$z = ab\tau y^{1/a\tau},$$

also

$$y = \left(\frac{z}{ab\tau} \right)^{a\tau},$$

$$dy = \frac{1}{b} \cdot \left(\frac{z}{ab\tau} \right)^{a\tau-1} dz,$$

läßt sich der obige Ausdruck für $\tilde{x}$ weiter umformen in

$$\frac{1}{ab} \left(\frac{1}{ab\tau} \right)^{a\tau-1} \exp(ab\tau) \cdot \int_0^{ab\tau} z^{a\tau-1} \exp(-z) dz.$$

Das in diesem Ausdruck vorkommende Integral läßt sich nicht weiter vereinfachen; ein Integral dieser Form wird als unvollständige Gammafunktion bezeichnet. Allgemein ist die unvollständige Gammafunktion für eine reelle Zahl $\alpha > 0$ definiert durch

$$\gamma(z, \alpha) = \int_0^z u^{\alpha-1} \exp(-u) du \quad (A 12)$$

(siehe z.B. ABRAMOWITZ und STEGUN, 1964).

Für $z \rightarrow \infty$ geht die unvollständige Gammafunktion über in die bekannte Eulersche Gammafunktion $\Gamma(\alpha)$. Mit Hilfe der unvollständigen Gammafunktion läßt sich der zuletzt erhaltene Ausdruck für $\tilde{x}$ noch etwas umschreiben. Man erhält also schließlich für $\tilde{x}$ die Gleichung

$$\tilde{x} = \frac{\tau \exp(ab\tau)}{(ab\tau)^{a\tau}} \gamma(ab\tau, a\tau). \quad (A 13)$$

Zur praktischen Berechnung der inkompletten Gammafunktion kann man die Reihenentwicklung

$$\gamma(z, \alpha) = z^\alpha \cdot \sum_{k=0}^{\infty} \frac{(-z)^k}{(\alpha+k)k!} \quad (A 14)$$

heranziehen. Für $\tilde{x}$ erhält man auf diese Weise die für die numerische Berechnung vorzüglich geeignete Formel

$$\tilde{x} = \tau \exp(ab\tau) \cdot \sum_{k=0}^{\infty} \frac{(-ab\tau)^k}{(a\tau+k)k!}. \quad (A 15)$$

Die Reihe in Gleichung (A 15) weist eine gewisse Ähnlichkeit mit der Reihenentwicklung von $\exp(-ab\tau)$ auf. So erhält man für $a\tau=1$ beispielsweise

$$\sum_{k=0}^{\infty} \frac{(-b)^k}{(k+1)!} = (1-\exp(-b))/b .$$

Das zu $a\tau = 1$ gehörige $\tilde{x}$ hat also den Wert

$$\tilde{x}(a\tau=1) = \frac{\tau}{b}(\exp(b)-1) \quad (A 16)$$

Auch für sehr kleine Werte von $a\tau$ ($a\tau \ll 1$) läßt sich die Reihe in (A 15) näherungsweise auf die Exponentialfunktion zurückführen: Dazu wird (A 15) zunächst umgeformt in die äquivalente Gleichung

$$\tilde{x} = \frac{1}{a} - \frac{1}{a} \exp(ab\tau) \cdot \sum_{k=1}^{\infty} \frac{(-ab\tau)^k}{(a\tau+k)(k-1)!} . \quad (A 17)$$

Nimmt man nun an, daß in dieser Gleichung $a\tau$ vernachlässigbar ist gegenüber k , so erhält man sofort

$$\tilde{x} = \frac{1}{a} - \frac{1}{a} \exp(ab\tau) \cdot [\exp(-ab\tau)-1] = \frac{1}{a} \exp(ab\tau) . \quad (A 18)$$

In der Praxis ist diese Näherungsformel jedoch unbrauchbar, da die Annahme $a\tau \ll 1$ nur selten gemacht werden kann. Im folgenden soll daher der allgemeinere Ansatz herangezogen werden, daß die Reihe in (A 17) eine Funktion R von $\exp(-ab\tau)$ darstellt, d.h.:

$$R(\exp(-ab\tau)) = \sum_{k=1}^{\infty} \frac{(-ab\tau)^k}{(a\tau+k)(k-1)!}$$

Diese Gleichung wird nun zunächst umformuliert, indem $u := \exp(-ab\tau)$ gesetzt wird:

$$R(u) = \sum_{k=1}^{\infty} \frac{(\log u)^k}{(k-1)!} K(k,u)$$

$$K(k,u) = \frac{1}{k - \frac{1}{b} \log u} .$$

Für kleine Werte von $ab\tau$ hat u einen Wert, der nahe bei 1 liegt. Zur Ableitung einer Näherungsformel für $\tilde{x}$ liegt es nun nahe, zunächst die Funktion R um $u_0=1$ nach u zu entwickeln:

$$R(u) = R(1) + R'(1) \frac{u-1}{1!} + R''(1) \frac{(u-1)^2}{2!} + \dots$$

Für die ersten beiden Ableitungen von R erhält man

$$R'(u) = \frac{K(1,u)}{u} + \frac{1}{u} \sum_{k=1}^{\infty} \frac{(\log u)^k}{k!} [(k+1)K(k+1,u) + \frac{k}{b}K^2(k,u)]$$

$$R''(u) = -\frac{R'(u)}{u} + \frac{2}{u^2} [K(2,u) + \frac{1}{b}K^2(1,u)] + \frac{1}{u^2} \sum_{k=1}^{\infty} \frac{(\log u)^k}{k!} \cdot [(k+2)K(k+2,u) + 2\frac{(k+1)}{b}K^2(k+1,u) + \frac{2k}{b^2}K^3(k,u)]$$

An der Stelle $u_0=1$ erhält man für die Funktion R und ihre Ableitungen die Werte

$$R(1) = 0$$

$$R'(1) = 1$$

$$R''(1) = 2/b$$

Unter Vernachlässigung höherer Potenzen von u erhält man also

$$R(u) \approx \frac{1}{b} [u^2 - (2-b)u + 1 - b]$$

Als Näherungsformel für $\tilde{x}$ ergibt sich daraus

$$\tilde{x} \approx \frac{1}{ab} [2 - \exp(-ab\tau) - (1-b) \cdot \exp(+ab\tau)] \quad (A 19)$$

Besonders einfach wird diese Formel für den Spezialfall $b=1$; in diesem Fall erhält man

$$\tilde{x} \approx \frac{1}{a} (2 - \exp(-a\tau)) \quad (A 20)$$

Die Näherungsformel (A 20) ist in der Praxis recht brauchbar. Beispielsweise erhält man für $a=1000s^{-1}$, $\tau=1ms$ und $b=1$ mit Hilfe von (A 16) den exakten Wert $\tilde{x}=1,718...ms$. Mit Hilfe der Näherungsformel (A 20) ergibt sich dagegen $\tilde{x}=1,632ms$. Der relative Fehler beträgt in diesem Falle also nur etwa 5%. Um dieses Beispiel auf die Entladungen von Nervenfasern zu übertragen, soll noch die Zusatzannahme gemacht werden, daß die absolute Refraktärzeit den Wert $x_a=1ms$ habe. Man erhält dann nach Gleichung (4.1.8) und (4.2.15) für die mittlere Entladungsrate den Wert $\bar{n}=367,88s^{-1}$. Dieser Wert liegt weit über den höchsten mittleren Entladungs-raten, die jemals bei Hörnervenfasern gefunden wurden. Für kleinere Werte von $a\tau$ ist die Näherungsformel (A 20) noch wesentlich genauer. Es sei noch darauf hin-gewiesen, daß die zuvor abgeleitete Näherungsformel (A 18) für $a\tau \ll 1$ formal auch so erhalten werden kann, daß die Reihenentwicklung von $R(u)$ schon nach der ersten Potenz von u abgebrochen wird.

Es sollen nun kurz einige Hinweise zur numerischen Berechnung von $\tilde{x}$ gegeben wer-den. Das soeben behandelte Beispiel hat ja gezeigt, daß schon bei einfachen al-tersabhängigen Ausfallraten ϕ die analytische Herleitung einer (Näherungs-) Formel für $\tilde{x}$ recht mühselig ist. In komplizierteren Fällen, z.B. bei dem Erneuerungs-prozess in Abschnitt 4.10, wird man daher auf eine analytische Behandlung ver-zichten. Um $\tilde{x}$ numerisch zu berechnen, kann man zum einen von Gleichung (A 10) ausgehen; in dieser Gleichung sind die Integrationsgrenzen endlich; die Integra-tion kann beispielsweise mit Hilfe der Gaußschen Integrationsmethode (siehe zum Beispiel STOER, 1972) erfolgen. Zum anderen bietet sich aber auch Gleichung (A 9) an; mit Hilfe der Substitution $y:=ax$ nimmt das Integral in dieser Gleichung näm-lich die Gestalt

$$\frac{1}{a} \int_0^{\infty} \exp(-y) \cdot \exp(a\psi(\frac{y}{a})) dy$$

an und kann in dieser Form mit Hilfe der Integrationsformeln von Gauss-Laguerre (siehe zum Beispiel STOER, 1972) sofort ausgerechnet werden. Dieser letzte Weg wurde in der vorliegenden Arbeit eingeschlagen, und zwar wurde eine 32-Punkte-Formel benutzt, mit deren Hilfe ein Integral der Form

$$\int_0^{\infty} \exp(-y) f(y) dy$$

von Rundungsfehlern abgesehen exakt berechnet wird, wenn $f(x)$ ein Polynom ist, dessen Grad 63 nicht überschreitet (Subroutine DQL32, IBM Scientific Subroutine Package).

Neben der mittleren Entladungsrate ist auch der *Modalwert der Dichtefunktion* $\hat{f}$, $\hat{x}$, von gewissem Interesse. Er ist Nullstelle der ersten Ableitung von $\hat{f}$. Bei vorgegebener Funktion $\hat{\phi}$ gilt also wegen (4.2.13)

$$\hat{\phi}^2(\bar{x}) - \hat{\phi}'(\bar{x}) = 0, \quad (\text{A } 21)$$

oder mit (A 8)

$$[1 - \psi(\bar{x})]^2 + \psi'(\bar{x})/a = 0. \quad (\text{A } 22)$$

Wenn $\psi(x)$ die Gestalt (A 11) hat, erhält man wegen $\psi'(x) = -\psi(x)/\tau$ aus (A 22) eine quadratische Gleichung mit der Lösung

$$\psi(\bar{x}) = 1 + \frac{1 \pm \sqrt{1 + 4a\tau}}{2a\tau}$$

Da hier $\psi(\bar{x}) \leq 1$ (d.h. $b \leq 1$) gefordert werden muß, entfällt in dem obigen Ausdruck das positive Vorzeichen vor der Wurzel. Setzt man nun (A 11) ein und löst nach $\bar{x}$ auf, so erhält man also

$$\bar{x} = -\tau \cdot \log \left[\frac{1}{b} \left(1 + \frac{1 - \sqrt{1 + 4a\tau}}{2a\tau} \right) \right]. \quad (\text{A } 23)$$

Für kleine Werte von $a\tau$ folgt durch Reihenentwicklung daraus die Näherungsformel

$$\bar{x} = -\tau \cdot \log(a\tau/b). \quad (\text{A } 24)$$

In allgemeineren Fällen ist es nicht möglich, die Gleichung (A 21) nach $\bar{x}$ aufzulösen. In diesen Fällen kann die Nullstellenbestimmung beispielsweise mit Hilfe des Newtonschen Iterationsverfahrens erfolgen (siehe z.B. STOER, 1972). Die Iterationsvorschrift des Verfahrens erster Ordnung lautet

$$\bar{x}_{i+1} = \bar{x}_i - \frac{\hat{\phi}^2(\bar{x}_i) - \hat{\phi}'(\bar{x}_i)}{2\hat{\phi}(\bar{x}_i)\hat{\phi}'(\bar{x}_i) - \hat{\phi}''(\bar{x}_i)}. \quad (\text{A } 25)$$

MATHEMATISCHER ANHANG B: Ergänzungen zum zeitabhängigen Poissonprozeß mit Totzeit

In Abschnitt 5.3 wurde für die *Entladungsrate eines zeitabhängigen Poissonprozesses mit der Totzeit x_a* die Gleichung

$$n(t_0) = a(t_0) \cdot \int_0^{\infty} n(t_0 - x_a - v) \cdot \exp\left[-\int_0^v a(t_0 - w) dw\right] dv \quad (B1)$$

hergeleitet. Hier soll nun gezeigt werden, wie sich diese Gleichung für den Fall, daß $a(t)$ und $n(t)$ periodische Funktionen mit der Periodenlänge T sind, weiter vereinfachen läßt. Es sei also für $-\infty < t < +\infty$

$$\begin{aligned} a(t+T) &= a(t) , \\ n(t+T) &= n(t) . \end{aligned}$$

Gleichung (B1) läßt sich dann wie folgt umformen:

$$\begin{aligned} n(t_0) &= a(t_0) \cdot \sum_{i=0}^{\infty} \int_{iT}^{(i+1)T} n(t_0 - x_a - v) \cdot \exp\left[-\int_0^v a(t_0 - w) dw\right] dv \\ &= a(t_0) \cdot \int_0^T n(t_0 - x_a - v) \cdot \left\{ \sum_{i=0}^{\infty} \exp\left[-\int_0^{v+iT} a(t_0 - w) dw\right] \right\} dv . \end{aligned}$$

Definiert man

$$K := \exp\left[-\int_0^T a(w) dw\right] , \quad (B2)$$

so erhält man wegen

$$\begin{aligned} \sum_{i=0}^{\infty} \exp\left[-\int_0^{v+iT} a(t_0 - w) dw\right] &= \exp\left[-\int_0^v a(t_0 - w) dw\right] \cdot \sum_{i=0}^{\infty} K^i \\ &= \frac{1}{1-K} \cdot \exp\left[-\int_0^v a(t_0 - w) dw\right] \end{aligned}$$

daraus die Gleichung

$$n(t_0) = \frac{a(t_0)}{1-K} \int_0^T n(t_0 - x_a - v) \cdot \exp\left[-\int_0^v a(t_0 - w) dw\right] dv$$

und weiter, nach der Substitution $z=T+t_0-v$, die Gleichung

$$n(t_0) = \frac{a(t_0)}{1-K} \int_{t_0}^{t_0+T} n(z-x_a) \cdot \exp\left[-\int_0^{T+t_0-z} a(t_0-w)dw\right] dz . \quad (B3)$$

Definiert man nun

$$A(t) := \int_0^t a(z)dz , \quad (B4)$$

so läßt sich der Exponentialterm in Gleichung (B3) wie folgt umformen:

$$\begin{aligned} \exp\left[-\int_0^{T+t_0-z} a(t_0-w)dw\right] &= K \cdot \exp\left[-\int_T^{T+t_0-z} a(t_0-w)dw\right] \\ &= K \cdot \exp\left[-\int_z^{t_0} a(w)dw\right] \\ &= K \cdot \exp(-A(t_0)) \cdot \exp(A(z)) . \end{aligned}$$

Für die Entladungsrate $n(t_0)$ ergibt sich also

$$n(t_0) = \frac{K}{1-K} \cdot a(t_0) \cdot \exp(-A(t_0)) \cdot \int_{t_0}^{t_0+T} n(z-x_a) \cdot \exp(A(z)) dz . \quad (B5)$$

Diese Gleichung wurde erstmals von OONO und SUJAKU (1975) aufgestellt; allerdings weicht ihr Gedankengang etwas von der hier erfolgten Herleitung ab.

Um die Gleichung (B5) weiter zu vereinfachen, werden nach OONO und SUJAKU beide Seiten der Gleichung von t_0 bis zu einem Zeitpunkt $t_1 > t_0$ integriert und mit $a(t_1)$ multipliziert. Es sei dabei t_0 so gewählt, daß $a(t_0) > 0$ gilt. Integration auf der linken Seite und Multiplikation mit $a(t_1)$ ergibt

$$a(t_1) \cdot \int_{t_0}^{t_1} n(t) dt . \quad (B6)$$

Zur Integration der rechten Seite überlegt man sich zunächst die Beziehungen

$$\int a(t) \cdot \exp(-A(t)) dt = -\exp(-A(t)) ,$$

$$\frac{d}{dt} \int_t^{t+T} n(z-x_a) \cdot \exp(A(z)) dz = \frac{1-K}{K} n(t-x_a) \cdot \exp(A(t)) .$$

Durch partielle Integration erhält man dann

$$\begin{aligned} & \int \left[a(t) \cdot \exp(-A(t)) \cdot \int_t^{t+T} n(z-x_a) \cdot \exp(A(z)) dz \right] dt \\ &= -\exp(-A(t)) \cdot \int_t^{t+T} n(z-x_a) \cdot \exp(A(z)) dz + \frac{1-K}{K} \cdot \int n(t-x_a) dt . \end{aligned}$$

Integration der rechten Seite von (B5) von t_0 bis t_1 und Multiplikation mit $a(t_1)$ ergibt also

$$-n(t_1) + \frac{n(t_0)}{a(t_0)} \cdot a(t_1) + a(t_1) \cdot \int_{t_0}^{t_1} n(t-x_a) dt . \quad (B7)$$

Setzt man (B6) und (B7) gleich, so erhält man nach einer kleinen Umformung schließlich die Gleichung

$$n(t_1) = \frac{n(t_0)}{a(t_0)} a(t_1) + a(t_1) \cdot \int_{t_0}^{t_1} [n(t-x_a) - n(t)] dt . \quad (B8)$$

Für das Intervall zwischen zwei aufeinanderfolgenden Entladungen wurde in Abschnitt 5.3 die Dichtefunktion

$$\tilde{f}(x) = \frac{\int_0^T n(t) \cdot a(t+x_a+x) \cdot \exp\left[-\int_0^x a(t+x_a+w)dw\right] dt}{\int_0^T n(t) dt} \quad (\text{B9})$$

bestimmt. Durch Integration der Funktion $\tilde{f}$ von x bis ∞ erhält man (Vertauschung der Integrationsschritte)

$$\tilde{G}(x) = \frac{\int_0^T n(t) \cdot \exp\left[-\int_0^x a(t+x_a+w)dw\right] dt}{\int_0^T n(t) dt} \quad (\text{B 10})$$

Nach (4.2.14) ist der Erwartungswert $\tilde{x}$, das mittlere Entladungsintervall abzüglich der absoluten Refraktärzeit x_a , gegeben durch

$$\tilde{x} = \int_0^{\infty} \tilde{G}(u) du \quad .$$

Mit (B 10) erhält man also nach Vertauschung der Integrationsschritte

$$\tilde{x} = \frac{\int_0^T n(t) \cdot \left[\int_0^{\infty} \exp\left[-\int_0^x a(t+x_a+w)dw\right] dx \right] dt}{\int_0^T n(t) dt} \quad (\text{B 11})$$

Der Zähler der Gleichung (B 11) läßt sich wie folgt umformen:

$$\begin{aligned} & \int_0^T n(t) \cdot \left[\int_0^{\infty} \exp \left[- \int_{t+x_a}^{t+x_a+x} a(w) dw \right] dx \right] dt \\ &= \int_0^T n(t) \cdot \exp \left[\int_0^{t+x_a} a(w) dw \right] \cdot \left[\int_0^{\infty} \exp \left[- \int_0^{t+x_a+x} a(w) dw \right] dx \right] dt \\ &= \int_{x_a}^{x_a+T} n(t-x_a) \cdot \exp(A(t)) \cdot \left[\int_0^{\infty} \exp(-A(t+x)) dx \right] dt . \end{aligned}$$

Für das innere Integral dieses Ausdruckes erhält man weiter

$$\sum_{i=0}^{\infty} \int_{iT}^{(i+1)T} \exp(-A(t+x)) dx = \frac{1}{1-K} \int_0^T \exp(-A(t+x)) dx .$$

Statt (B 11) kann man also auch

$$\tilde{x} = \frac{\int_{x_a}^{x_a+T} n(t-x_a) \cdot \exp(A(t)) \cdot \left[\int_0^T \exp(-A(t+x)) dx \right] dt}{(1-K) \cdot \int_0^T n(t) dt} \quad (\text{B } 12)$$

schreiben.

Speziell für den Fall, daß die Totzeit x_a ein ganzzahliges Vielfaches der Periodendauer beträgt, erhält man daraus wegen (5.3.10)

$$\tilde{x} = \frac{\int_{x_a}^{x_a+T} a(t) \cdot \exp(A(t)) \cdot \left[\int_0^T \exp(-A(t+x)) dx \right] dt}{(1-K) \cdot A(T)} . \quad (B 13)$$

Für eine partielle Integration dieser Gleichung benötigt man

$$\frac{d}{dt} \int_0^T \exp(-A(t+x)) dx = (K-1) \cdot \exp(-A(t))$$

und

$$\int a(t) \cdot \exp(A(t)) dt = \exp(A(t)) .$$

Partielle Integration des Zählers von (B 13) ergibt dann

$$\begin{aligned} & \exp(A(x_a+T)) \cdot \int_0^T \exp(-A(x_a+T+x)) dx - \exp(A(x_a)) \cdot \int_0^T \exp(-A(x_a+x)) dx \\ & - (K-1) \cdot \int_0^T \exp(-A(t)) \cdot \exp(A(t)) dt \\ & = (1-K) \cdot T . \end{aligned}$$

Für den Erwartungswert $\tilde{x}$ erhält man also

$$\tilde{x} = T / A(T) . \quad (B 14)$$

Abschließend soll der in Abschnitt 5.3 angegebene Satz bewiesen werden. Es seien c und θ zwei positive reelle Zahlen; ferner sei $a^*(t) = \theta a(\theta t)$ und $n^*(t) = cn(\theta t)$. Setzt man dementsprechend nun in (B8) $a(t) = a^*(t/\theta)/\theta$ sowie $n(t) = n^*(t/\theta)/c$ und nimmt die Zeittransformation $t \rightarrow t^* = t/\theta$ vor, so erhält man die Gleichung

$$n^*(t_1^*) = \frac{n^*(t_0^*)}{a^*(t_0^*)} a^*(t_1^*) + a^*(t_1^*) \cdot \int_{t_0^*}^{t_1^*} [n^*(t^* - x_a/\theta) - n^*(t^*)] dt^*$$

Diese Gleichung nimmt wegen der Periodizität von n^* (Periodenlänge $T^* = T/\theta$) genau dann die Form (B8) an, wenn

$$\frac{x_a}{\theta} + \frac{iT}{\theta} = x_a,$$

also

$$\theta = \theta_i = 1 + iT/x_a \quad (\text{B } 15)$$

gilt, wobei $i \geq 0$ ganzzahlig und T - wie oben definiert - die Periodenlänge von $a(t)$ und $n(t)$ ist. Daraus ergeben sich - nach Umbenennung von a , a^* , n und n^* in a_0 , a_i , n_0 und n_i - sofort die wichtigsten Aussagen des zu beweisenden Satzes:

Wenn $n_0(t)$ eine Lösung von (B8) bei vorgegebener Funktion $a_0(t)$ mit der Periodenlänge T_0 ist, dann ist für $i \geq 1$ die Funktion $n_i(t) = c_i n_0(\theta_i t)$ eine Lösung von (B8) bei vorgegebener Funktion $a_i(t) = \theta_i a_0(\theta_i t)$. Aus dem Zusammenhang zwischen den Funktionen a_0 und a_i bzw. n_0 und n_i ergibt sich für die Periodenlänge T_i der Funktionen a_i und n_i der Wert $T_i = T_0/\theta_i$.

Aus (B9) folgt für die zu $a_i(t)$ gehörige Dichtefunktion $f_i(x)$ durch Substitution

$$f_i(x) = \theta_i f_0(\theta_i x); \quad (\text{B } 16)$$

für den zu f_i gehörigen Erwartungswert $\tilde{x}_i$ erhält man weiter

$$\tilde{x}_i = \tilde{x}_0/\theta_i.$$

Für die zu $n_i(t)$ gehörige mittlere Entladungsrate $\bar{n}_i$ gilt also

$$\bar{n}_i = \frac{1}{x_a + \tilde{x}_0 / \theta_i} .$$

Wegen $\tilde{x}_0 = (1/\bar{n}_0) - x_a$ ergibt sich mit (B 15) daraus nach einigen Umformungen

$$\frac{\bar{n}_i}{\bar{n}_0} = \frac{\theta_i}{i T_0 \bar{n}_0 + 1} . \quad (\text{B } 17)$$

Dieses Verhältnis gibt, wie man sich leicht überlegt, gerade den bislang noch nicht näher definierten Parameter c_i an. Damit sind alle Aussagen des in Abschnitt 5.3 angegebenen Satzes bewiesen.

MATHEMATISCHER ANHANG C: Ergänzungen zum modifizierten Erneuerungsprozeß mit Totzeit

In Abschnitt 5.4 wird der Fall betrachtet, daß für $t < 0$ ein stationärer Erneuerungsprozeß mit der altersabhängigen Ausfallrate $\phi_*(x)$ vorliegt, der zum Zeitpunkt $t_0=0$ sprunghaft in einen modifizierten Erneuerungsprozeß mit der altersabhängigen Ausfallrate ϕ übergeht. Für die Verteilungsdichte der ersten auf den Zeitpunkt t_0 folgenden Entladung (Vorwärtsrekurrenzzeit) wurde die Gleichung

$$f_1(t) = \bar{n}_* \cdot \int_0^{\infty} \frac{G_*(u)}{G(u)} f(u+t) du \quad (C1)$$

hergeleitet. Diese Gleichung soll nun für den Fall umformuliert werden, daß ϕ_* und ϕ eine absolute Refraktärzeit x_a aufweisen. Wegen $G_*(u)=G(u)=1$ für $u \leq x_a$ bietet sich zunächst einmal eine Aufspaltung des Integrals in

$$\int_0^{x_a} f(u+t) du + \int_{x_a}^{\infty} \frac{G_*(u)}{G(u)} f(u+t) du$$

an. Daraus ergibt sich weiter

$$\int_t^{t+x_a} f(u) du + \int_0^{\infty} \frac{G_*(u+x_a)}{G(u+x_a)} f(u+t+x_a) du .$$

Das erste dieser Integrale läßt sich wie folgt weiter umformulieren:

$$\begin{aligned} F(t+x_a) - F(t) &= \begin{cases} F(t) & \text{für } t \leq x_a \\ F(t) - F(t-x_a) & \text{für } t > x_a \end{cases} \\ &= \begin{cases} 1 - G(t) & \text{für } t \leq x_a \\ G(t-x_a) - G(t) & \text{für } t > x_a \end{cases} . \end{aligned}$$

Ferner kann man für das zweite Integral auch

$$\int_0^{\infty} \frac{\tilde{G}_*(u)}{\tilde{G}(u)} \tilde{f}(u+t) du$$

schreiben.

Zusammenfassend erhält man also

$$f_1(t) = \bar{n}_* \cdot \int_0^{\infty} \frac{\tilde{G}_*(u)}{\tilde{G}(u)} \tilde{f}(u+t) du + \\ + \bar{n}_* \cdot \begin{cases} 1 - \tilde{G}(t) & \text{für } t \leq x_a \\ \tilde{G}(t - x_a) - \tilde{G}(t) & \text{für } t > x_a \end{cases} \quad (C2)$$

Von einigem Interesse ist der Wert $f_1(0)$, der wegen (5.4.10) die Wahrscheinlichkeitsdichte für eine Erneuerung unmittelbar nach der sprunghaften Änderung von ϕ_* nach ϕ angibt. Aus (C2) folgt unter Berücksichtigung von (4.2.11) sofort

$$f_1(0) = \bar{n}_* \cdot \int_0^{\infty} \tilde{G}_*(u) \tilde{\phi}(u) du \quad (C3)$$

Für den Sonderfall

$$\tilde{\phi}_*(x) = a_* \cdot \tilde{\phi}_0(x)$$

$$\tilde{\phi}(x) = a \cdot \tilde{\phi}_0(x)$$

läßt sich die Gleichung (C3) noch weiter vereinfachen. In diesem Falle kann man für das Integral in (C3) auch

$$a \cdot \int_0^{\infty} \tilde{\phi}_0(u) \cdot \exp[-a_* \int_0^u \tilde{\phi}_0(v) dv] du$$

schreiben. Substituiert man

$$\phi = \int_0^u \tilde{\phi}_0(v) dv ,$$

also

$$du = d\phi / \tilde{\phi}_0(u) ,$$

so erhält man daraus weiter

$$a \cdot \int_0^{\infty} \exp[-a_* \phi] d\phi = \frac{a}{a_*} .$$

Aus (C3) folgt auf diese Weise

$$f_1(0) = a \cdot \frac{\bar{n}_*}{a_*} . \quad (C4)$$

Es soll nun der Fall eines modifizierten Poissonprozesses mit der Totzeit x_a etwas eingehender betrachtet werden. Setzt man in (C2) die entsprechenden Formeln für $\hat{G}_*$, $\hat{G}$ und $\hat{f}$ ein (Gleichungen 4.3.2; 4.3.3), so erhält man für das Integral in (C2)

$$\begin{aligned} & a \cdot \int_0^{\infty} \frac{\exp(-a_* u)}{\exp(-a u)} \cdot \exp(-au-at) du \\ &= \frac{a}{a_*} \exp(-at) . \end{aligned}$$

Insgesamt erhält man also für $t \leq x_a$

$$f_1(t) = \bar{n}_* \cdot \left[1 + \frac{a-a_*}{a_*} \cdot \exp(-at) \right] \quad (C5)$$

und für $t > x_a$

$$f_1(t) = \bar{n}_* \left[\frac{a-a_*}{a_*} + \exp(ax_a) \right] \cdot \exp(-at) .$$

Mit $f_1(x_a)$ aus (C5) läßt sich die letzte Gleichung (für $t > x_a$) auch in der übersichtlicheren Form

$$f_1(t) = f_1(x_a) \cdot \exp(-a(t-x_a)) \quad (C6)$$

schreiben.

Zur Berechnung der Dichtefunktionen höherer Ordnung $\hat{k}_i (i \geq 2)$ nutzt man geschickterweise aus, daß eine i -fache Faltung der Dichtefunktion eines Poissonprozesses mit sich selbst die spezielle Erlangische Verteilung ergibt (siehe Abschnitt 4.3). Auf diese Weise erhält man für $i \geq 1$ wegen $\hat{k}_1(t) = f_1(t)$ und (5.4.9) sofort

$$\hat{k}_{i+1}(t) = \int_0^t \frac{a(au)^{i-1}}{(i-1)!} \exp(-au) \cdot f_1(t-u) du . \quad (C7)$$

Zur Vereinfachung der Schreibweise soll an dieser Stelle der Parameter

$$\alpha = \frac{a - a_*}{a_*}$$

eingeführt werden. Für $t \leq x_a$ ergibt sich dann aus (C5) und (C7) nach Vornahme kleiner Vereinfachungen

$$\begin{aligned} \tilde{k}_{i+1}(t) &= \frac{\bar{n}_*}{(i-1)!} \int_0^t a(au)^{i-1} \exp(-au) du + \\ &+ \bar{n}_* \alpha \exp(-at) \cdot \int_0^t \frac{a(au)^{i-1}}{(i-1)!} du . \end{aligned}$$

Das erste Integral in dieser Gleichung ergibt $\gamma(at, i)$, wobei γ die unvollständige Gammafunktion (Gleichung A 12) ist; das zweite Integral ergibt $(at)^i / i!$.

Wegen

$$\gamma(x, i) / (i-1)! = 1 - e_{i-1}(x) \cdot \exp(-x) \quad (C8)$$

mit

$$e_i(x) = \sum_{j=0}^i \frac{x^j}{j!} \quad (C9)$$

(siehe ABRAMOWITZ und STEGUN, 1964) erhält man also für $t \leq x_a$ und $i \geq 1$

$$\tilde{k}_{i+1}(t) = \bar{n}_* + \bar{n}_* \alpha \exp(-at) \cdot \left[\alpha \frac{(at)^i}{i!} - e_{i-1}(at) \right] . \quad (C 10)$$

Für $t > x_a$ und $i \geq 1$ erhält man aus (C5), (C6) und (C7) nach Vornahme kleiner Vereinfachungen

$$\begin{aligned} \tilde{k}_{i+1}(t) &= \frac{\bar{n}_*}{(i-1)!} \int_{t-x_a}^t a(au)^{i-1} \exp(-au) du \\ &+ \bar{n}_* \alpha \exp(-at) \cdot \int_{t-x_a}^t \frac{a(au)^{i-1}}{(i-1)!} du \\ &+ f_1(x_a) \exp(-a(t-x_a)) \cdot \int_0^{t-x_a} \frac{a(au)^{i-1}}{(i-1)!} du . \end{aligned}$$

Das erste Integral in dieser Gleichung ergibt

$$\gamma(at, i) - \gamma(at - ax_a, i) ,$$

das zweite Integral ergibt

$$(at)^i / i! - (at - ax_a)^i / i! ,$$

das dritte Integral ergibt

$$(at - ax_a)^i / i! .$$

Insgesamt erhält man also mit $f_1(x_a)$ aus (C5) und unter Berücksichtigung von (C8) für $t > x_a$ und $i \geq 1$

$$\begin{aligned} \tilde{k}_{i+1}(t) = & \bar{n}_* \exp(-at) \left[\alpha \frac{(at)^i}{i!} - e_{i-1}(at) \right] + \\ & + \bar{n}_* \exp(-a(t-x_a)) \cdot e_i(a(t-x_a)) . \end{aligned} \quad (C 11)$$

Abschließend noch ein paar Worte zur numerischen Berechnung der Konvolutions- und Korrelationsintegrale. Beide Berechnungen wurden in der vorliegenden Arbeit im Zeitbereich vorgenommen. Zur Berechnung eines Konvolutionsintegrals wurde die Sehnentrapezregel herangezogen, die Berechnung eines Korrelationsintegrals geschah mit Hilfe der 32-Punkte-Integrationsformel von Gauss-Laguerre (Subroutine DQL32, IBM Scientific Subroutine Package).

Zwar können Operationen im Zeitbereich bezüglich der Rechenzeit bei größeren Vektorlängen mit den entsprechenden Operationen im Frequenzbereich nicht konkurrieren, sie bieten dafür aber andere Vorteile wie einen geringeren Programmieraufwand, Speicherplatzersparnis (bei der Faltung im Frequenzbereich kann nur die halbe Vektorlänge genutzt werden, die andere Hälfte wird mit Nullen aufgefüllt) und beliebige Vektorlängen (bei Benutzung der Fast-Fourier-Transform muß die Vektorlänge eine Zweierpotenz sein). Insbesondere die Korrelation im Frequenzbereich wäre zudem in den in dieser Arbeit behandelten Fällen oft sehr problematisch, da häufig eine der beiden zu korrelierenden Funktionen für $t \rightarrow \infty$ exponentiell gegen Unendlich läuft, während die andere exponentiell gegen Null läuft. Das Produkt beider Funktionen ist zwar stets endlich, jede Funktion für sich entzieht sich jedoch für $t \rightarrow \infty$ der Gleitkommadarstellung im Computer.

Aus der Hals-Nasen-Ohrenklinik
der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster

Referent: Prof. Dr. M. Hoke

Koreferent: Prof. Dr. K. Langmann

ZUSAMMENFASSUNG

Bernd Lütkenhöner

WAHRSCHEINLICHKEITSTHEORETISCHE BETRACHTUNGEN ZUM ENTLADUNGSVERHALTEN VON HÖRNERVENFASERN

Für Hörnervenfaseren ist experimentell belegt, daß die Wahrscheinlichkeit für eine Entladung zwar vom zeitlichen Abstand x zur letzten Entladung abhängt, nicht jedoch von Entladungsintervallen höherer Ordnung. Die Entladungseigenschaften einer Hörnervenfaser lassen sich also vollständig beschreiben durch eine Funktion $p(t,x)$, die die Wahrscheinlichkeitsdichte für eine Entladung zur Zeit t , unter der Bedingung, daß die vorangegangene Entladung x Zeiteinheiten zurückliegt, angibt. In der vorliegenden Arbeit wurde nun versucht, einen Zusammenhang zwischen dieser Funktion $p(t,x)$ und den aus der elektrophysiologischen Literatur bekannten Histogrammen (Intervall-, PST-Histogramm usw.) herzustellen. Insbesondere wurde dabei ein als *Erholungsmodell* bezeichneter Ansatz diskutiert, der durch $p(t,x)=a(t) \cdot \phi_0(x)$ charakterisiert ist, wobei $\phi_0(x)$ eine *Erholungsfunktion* genannte Modellcharakteristik ist und $a(t)$ die Eingangsgröße des Modells darstellt, die als Entladungsdichte bei vollständiger Erholung von der vorangegangenen Entladung gedeutet werden kann.

Die dem Erholungsmodell zugrundeliegende Annahme ist recht anschaulich und nahelegend; bei gründlicher Durchsicht der Literatur wurden daher Arbeiten mehrerer Autorengruppen gefunden, die unabhängig voneinander das Konzept einer Erholungsfunktion - meist mehr oder weniger beiläufig und auf eine spezielle Fragestellung beschränkt - in ihren Modelluntersuchungen verwandt haben. Teilweise aufbauend auf diesen Arbeiten wurde in der vorliegenden Arbeit eine recht allgemeine in sich abgeschlossene Theorie entwickelt, die im Prinzip auf beliebige Nervenfasern und beliebige Reizsituationen anwendbar ist. Zahlreiche Sonderfälle wurden analytisch behandelt, für allgemeinere Fälle wurde dagegen ein *Markoffkettenmodell* entwickelt, das sich vorzüglich für numerische Untersuchungen eignet.

Die durchgeführten Modellberechnungen ergaben, daß das Erholungsmodell - abgesehen von einigen Extremsituationen - in guter Übereinstimmung mit den vorliegenden experimentellen Befunden ist. Die besondere Bedeutung des Modells ergibt sich daraus, daß es äußerst einfach strukturiert ist, leicht an experimentelle Resultate angepaßt werden kann, Fehler anderer Modelle vermeidet und zudem noch bei numerischen Untersuchungen einen verhältnismäßig geringen Rechenaufwand erfordert.

HINWEIS

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. med. M. Hoke, der mich zur Beschäftigung mit dem Entladungsverhalten von Hörnervenfaseren angeregt hat, mir in seinem Forschungsprojekt einen organisatorischen Rahmen für meine Arbeit gab und mir stets ratgebend und fördernd zur Seite stand. Zahlreiche nützliche Hinweise verdanke ich ferner Herrn Prof. Dr. rer. nat. K. Langmann und Herrn Dipl.-Math. E. Bappert. Nicht zuletzt gilt mein Dank Frau H. Janutta, die meine handschriftlichen Hieroglyphen in die vorliegende Form brachte.

Diese Arbeit wurde ausgeführt mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (Sonderforschungsbereich 88, Teilprojekt B2).

LITERATUR

- 1 Abramowitz, M., Stegun, I.A. [Herausgeber] (1964): Handbook of mathematical functions. Dover Publications, inc., New York.
- 2 Ades, H.W., Engström, H. (1974): Anatomy of the inner ear. In: *Handbook of sensory physiology* Bd. V/1: Auditory system (W.D. Keidel und W.O. Neff, Hrsg.), pp. 125-158. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- 3 Alaoglu, L., Smith, N.M. (1938): Statistical theory of a scaling circuit. *Phys.Rev.* 53, 832-836 [zitiert nach H. Duifhuis, 1972].
- 4 Allen, J.B. (1979): Cochlear Models - 1978. *Scand.Audiol.suppl.* 9, 1-16.
- 5 Anderson, S.D., Kemp, D.T. (1979): The evoked cochlear mechanical response in laboratory primates. A preliminary report. *Arch. Otorhinolaryngol.* 224, 47-54.
- 6 Aris, R. (1978): Mathematical modelling techniques. *Research notes in mathematics* no. 24. Pitman, London, San Francisco, Melbourne.
- 7 Arthur, R.M., Pfeiffer, R.R., Suga, N. (1971): Properties of two-tone inhibition in primary auditory neurones. *J.Physiol.* 212, 593-609.
- 8 Békésy, G. von (1943): Über die Resonanzkurve und die Abklingzeit der verschiedenen Stellen der Schneckentrennwand. *Akust. Zeits.* 8, 66-76. [englische Fassung: Békésy 1949, 1960].
- 9 Békésy, G. von (1949): On the resonance curve and the decay period at various points on the cochlear partition. *J. Acoust. Soc. Am.* 21, 245-254.
- 10 Békésy, G. von, Rosenblith, W.A. (1951): The mechanical properties of the ear. In: *Handbook of Experimental Psychology* (S.S. Stevens, Hrsg.). J. Wiley and Sons, Inc., New York.
- 11 Békésy, G. von (1960): Experiments in Hearing. McGraw-Hill Book Company, New York, Toronto, London.
- 12 Bennett, W.R. (1947): The biased ideal rectifier. *Bell system technical journal* 26, 139-169.

- 13 Biondi, E., Grandori, F. (1976): Principles in modelling biological systems. *Revue de Laryngologie* 97, suppl., 517-526.
- 14 Blachman, N.M. (1964): Band-pass nonlinearities. *I.R.E. Trans.Inform. Theory* 10, 162-164.
- 15 Blauert, J., Laws, P., Platte, H.-J. (1974): Impulsverfahren zur Messung der Außenohrübertragungsfunktion. *Acustica* 31, 35-41.
- 16 Bonnhoeffer, K.F. (1949): Activation of passive iron as a model for the excitation of nerve. *J. Gen. Physiol.* 32, 69-91.
- 17 Brugge, J.F., Anderson, D.J., Hind, J.E., Rose, J.E. (1969): Time structure of discharges in single auditory nerve fibers of the squirrel monkey in response to complex periodic sounds. *J. Neurophysiol.* 32, 386-401.
- 18 Buunen, T.J.F., Rhode, W.S. (1978): Responses of fibers in the cat's auditory nerve to the cubic difference tone. *J.Acoust.Soc.Am.* 64, 772-781.
- 19 Cox, D.R. (1962): *Renewal theory*. Methuen, London.
Deutsche Übersetzung (von E. Henze): *Erneuerungstheorie*, R. Oldenbourg Verlag, München, Wien (1966).
- 20 Cox, D.R., Miller, H.D. (1965): *The Theory of stochastic processes*. Chapman and Hall, London.
- 21 Cox, D.R., Lewis, P.A.W. (1966): *The statistical analysis of series of events*. Methuen, London.
- 22 Dallos, P. (1971): Summating potentials of the cochlea. In: *Physiology of the auditory system* (M.B. Sachs, Hrsg.). National educational consultants, inc., Baltimore.
- 23 Dallos, P. (1973): *The auditory periphery*. Academic Press, New York, London.
- 24 Dallos, P., Harris, D. (1978): Properties of auditory nerve responses in absence of outer hair cells. *J. Neurophysiol.* 41, 365-383.
- 25 Davis, H. (1956): Initiation of nerve impulses in cochlea and other mechanoreceptors. In: *Physiological triggers and discontinues rate processes* (T.H. Bullock, Hrsg.), pp. 60-71, American Physiological Society, Washington.

- 26 Davis, H. (1958): A mechano-electrical theory of cochlear action. *Ann. Otol. Rhin. Laryng.* 63, 789-801.
- 27 Davis, H. (1961): Some principles of sensory receptor action. *Physiol. Rev.* 41, 391-416.
- 28 Davis, H. (1965): A model for transducer action in the cochlea. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 30, 181-190.
- 29 de Boer, E. (1968): Reverse correlation I. *Proc. K. Ned. Akad. Wet. C* 71, 472-486.
- 30 de Boer, E., Kuypers, P. (1968): Triggered correlation. *I.E.E.E. Trans. Biomed. Eng.* 15, 169-179.
- 31 de Boer, E. (1969): Reverse correlation II. *Proc. K. Ned. Akad. Wet. C* 72, 129-151.
- 32 de Boer, E. (1976): Cross-correlation function of a bandpass nonlinear network. *Proc. I.E.E.E.* 64, 1443-1446.
- 33 de Boer, E., de Jongh, H.R. (1978): On cochlear encoding: potentialities and limitations of the reverse correlation technique. *J. Acoust. Soc. Am.* 63, 115-135.
- 34 de Boer, E. (1981): Auditory Physics, part I. *Phys. repts* (im Druck).
- 35 de Jongh, H.R. (1977): Which stimulus transform controls firing probability of an auditory nerve fibre? In: *Psychophysics and physiology of hearing* (E.F. Evans and J.P. Wilson, Hrsg.). Academic Press, New York, London.
- 36 Duifhuis, H. (1972): Perceptual analysis of sound. Dissertation, Technische Hochschule Eindhoven.
- 37 Duifhuis, H. (1976): Cochlear nonlinearity and second filter: possible mechanism and implications. *J. Acoust. Soc. Am.* 59, 408-423.
- 38 Duifhuis, H., van de Vorst, J.J.W. (1980): Mechanics and nonlinearity of hair cell stimulation. *Hearing Research* 2, 493-504.

- 39 Eldredge, D.H. (1974): Inner Ear-Cochlear Mechanics and Cochlear Potentials.
In: *Handbook of sensory physiology* Bd. V/1: Auditory system (W.D. Keidel
und W.D. Neff, Hrsg.), pp. 549-584. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg,
New York.
- 40 Engström, H., Engström, B. (1978): Structure of the hairs on cochlear
sensory cells. *Hearing Research* 1, 49-66.
- 41 Evans, E.F. (1972): The frequency response and other properties of single
fibers in the guinea-pig cochlear nerve. *J. physiol.* 226, 263-287.
- 42 Evans, E.F., Wilson, J.P. (1973): The frequency selectivity of the cochlea.
In: *Basic mechanisms in hearing* (A.R. Møller, Hrsg.), pp. 519-554.
Academic Press, New York.
- 43 Evans, E.F. (1975): Cochlear nerve and cochlear nucleus. In: *Handbook of
sensory physiology* Bd. V/2: Auditory system (W.D. Keidel und W.D. Neff,
Hrsg.), pp. 1-108. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- 44 Feuerstein, E. (1957): Intermodulation products for v-law biased wave
rectifier for multiple frequency input. *Quart. Appl. Math.* 15, 183-192.
- 45 Fitzhugh, R. (1958): A statistical analyzer for optic nerve messages.
J. Gen. Physiol. 41, 675-692.
- 46 Fitzhugh, R. (1961): Impulses and physiological states in theoretical models
of nerve membrane. *Biophys. J.* 1, 445-466.
- 47 Fitzhugh, R. (1969): Mathematical models of excitation and propagation in
nerve. In: *Biological engineering* (H.P. Schwan, Hrsg.). McGraw-Hill
Book Co., New York.
- 48 Flock, Å. (1971): Sensory transduction in hair cells. In: *Handbook of sensory
physiology* Bd. I: Principles of receptor physiology (W.R. Loewenstein,
Hrsg.), pp. 396-441. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- 49 Furukawa, T., Ishii, Y. (1967): Neurophysiological studies on hearing
in goldfish. *J. Neurophysiol.* 30, 1377-1403.
- 50 Furukawa, T., Ishii, Y., Matsuura, S. (1972): Synaptic delay and time
course of post-synaptic potentials at the junction between hair cells
and eighth nerve fibers in the goldfish. *Jap. J. Physiol.* 22, 617-635.

- 51 Gaumond, R.P., Molnar, C.E., Kim, D.O. (1978): Cat cochlear nerve fiber spike discharges: recovery characteristics as a function of inter-spike time. *Society for Neuroscience, eighth annual meeting*, St. Louis, Missouri.
- 52 Geisler, C.D. (1968): A model of the peripheral auditory system responding to low-frequency tones. *Biophys. J.* 8, 1-15.
- 53 Geisler, C.D., Rhode, W.S., Kennedy, D.T. (1974): Responses to tonal stimuli of single auditory nerve fibers and their relationship to basilar membrane motion in the squirrel monkey. *J. Neurophysiol.* 37, 1156-1172.
- 54 Geisler, C.D., Le, S., Schwid, H. (1979): Further studies on the Schroeder-Hall hair-cell model. *J. Acoust. Soc. Am.* 65, 985-990.
- 55 Gerstein, G.L. (1961): Joint probabilities in firing patterns of a single neuron. *M.I.T. Quarterly Progr. Rep.* 63, 176-179.
- 56 Gerstein, G.L., Mandelbrot, B. (1964): Random Walk models for the spike activity of a single neuron. *Biophys. J.* 4, 41-68.
- 57 Gestri, G., Petracchi, D. (1970): The transformation induced by light stimulus on the retinal discharge: Study of the interval distribution at high frequencies of sinusoidal stimulation. *Kybernetik* 6, 171-176.
- 58 Gestri, G. (1971): Pulse frequency modulation in neural systems. *Biophys. J.* 11, 98-109.
- 59 Gestri, G., Mastebroek, H.A.K., Zaagman, W.H. (1980): Stochastic constancy, variability and adaptation of spike generation: Performance of a giant neuron in the visual system of the fly. *Biol. Cybernetics* 38, 31-40.
- 60 Goldberg, J.M., Adrian, H.O., Smith, F.D. (1964): Response of neurons of the superior olivary complex of the cat to acoustic stimuli of long duration. *J. Neurophysiol.* 27, 706-749.
- 61 Goldstein, J.L., Kiang, N.Y.-S. (1968): Neural correlates of the aural combination tone $2f_1-f_2$. *Proc. I.E.E.E.* 56, 981-992.
- 62 Gray, P.R. (1966): A statistical analysis of electrophysiological data from auditory nerve fibers in cat. *M.I.T. Research Laboratory of Electronics, Technical Report* 451.

- 63 Gray, P.R. (1967): Conditional probability analyses of the spike activity of single neurons. *Biophys. J.* 7, 759-777.
- 64 Hall, J.L. (1980): Cochlear models, Evidence in support of mechanical nonlinearity and a second filter (a review). *Hearing Research* 2, 455-473.
- 65 Harris, D.M., Dallos, P. (1979): Forward masking of auditory nerve fiber response. *J. Neurophysiol.* 42, 1082-1107.
- 66 Harrison, J.M., Howe, M.E. (1974): Anatomy of the descending auditory system (mammalian). In: *Handbook of sensory physiology* Bd. V/1: Auditory system (W.D. Keidel und W.D. Neff, Hrsg.), pp. 363-388. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- 67 Hind, J.E., Anderson, D.J., Brugge, J.F., Rose, J.E. (1967): Coding of Information pertaining to paired low-frequency tones in single auditory nerve fibers of the squirrel monkey. *J. Neurophysiol.* 30, 794-816.
- 68 Hind, J.E. (1970): Two-tone masking effects in squirrel monkey auditory nerve fibers. In: *Frequency analysis and periodicity detection in hearing* (R. Plomp und G.F. Smoorenburg, Hrsg.). A.W. SITJHOFF, Leiden.
- 69 Hodgkin, A.L., Huxley, A.F. (1952): A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *J. Physiol.* 117, 500-544.
- 70 Holden, A.V. (1976): Models of the stochastic activity of neurones. *Lecture Notes in Biomathematics* 12. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- 71 Iurato, S. (1974): Efferent innervation of the Cochlea. In: *Handbook of sensory physiology* Bd. V/1: Auditory system (W.D. Keidel und W.D. Neff, Hrsg.), pp. 261-282. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- 72 Keidel, W.D. [Herausgeber] (1975): Kurzgefaßtes Lehrbuch der Physiologie. 4. Auflage. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- 73 Kemp, D.T. (1978): Stimulated acoustic emissions within the human auditory system. *J. Acoust. Soc. Am.* 64, 1386-1391.
- 74 Kemp, D.T. (1979): Evidence of mechanical nonlinearity and frequency selective wave amplification in the cochlea. *Arch. Otorhinolaryngol.* 224, 37-45.

- 75 Kiang, N.Y.-S., Watanabe, T., Thomas, E.C., Clark, L.F. (1965): Discharge patterns of single fibers in the cat's auditory nerve. *M.I.T. Research Monograph* No. 35. M.I.T. Press, Cambridge Massachusetts.
- 76 Kim, D.O., Molnar, C.E. (1975): Cochlear mechanics: measurements and models. In: *The nervous system* Bd. 3: Human communication and its disorders (E.L. Eagles, Hrsg.), pp. 57-68. Raven Press, New York.
- 77 Kim, D.O., Siegel, J.H., Molnar, C.E. (1979): Cochlear nonlinear phenomena in two-tone responses. *Scand. Audiol. Suppl.* 9, 63-81.
- 78 Kim, D.O., Molnar, C.E., Matthews, J.W. (1980): Cochlear mechanics: Nonlinear behaviour in two-tone responses as reflected in cochlear-nerve-fiber responses and in ear-canal sound pressure. *J. Acoust. Soc. Am.* 67, 1704-1721.
- 79 Kim, D.O. (1980): Cochlear mechanics, implications of electrophysiological and acoustical observations. *Hearing Research* 2, 297-317.
- 80 Kohlöffel, L.U.E. (1975): A study of neurone activity in the spiral ganglion of the cat's basal turn. *Arch.-Oto-Rhino-Laryng.* 209, 179-202.
- 81 Le Page, E.L., Johnstone, B.M. (1980): Nonlinear mechanical behaviour of the basilar membrane in the basal turn of the guinea pig cochlea. *Hearing Research* 2, 183-189.
- 82 Lim, D.J. (1972): Fine Morphology of the Tectorial Membrane. Its Relationship to the Organ of Corti. *Arch. Otolaryng.* 96, 199-215.
- 83 Lütkenhöner, B., Hoke, M. (1978): Two-tone distortion products in a model of single auditory nerve fibres. *J. Acoust. Soc. Am.* 64, S 134 (Abstract).
- 84 Lütkenhöner, B., Hoke, M. (1979a): A new model of an auditory nerve fibre. In: *Models of the Auditory System and Related Signal Processing Techniques* (M. Hoke and E. de Boer, Hrsg.). *Scand. Audiol. Suppl.* 9, 93-108.
- 85 Lütkenhöner, B., Hoke, M. (1979b): Einfluß von lokalen Nichtlinearitäten auf das Entladungsmuster von Hörnervenfasern. Eine Modell-Studie. *Archiv für Ohren-, Nasen- und Kehlkopfheilkunde* 223, 295-297.
- 86 Lütkenhöner, B., Hoke, M., Bappert, E. (1980a): Influence of refractory properties on the response of single auditory nerve fibres to sinusoidal stimuli. *Hearing Research* 2, 565-572.

- 87 Lütkenhöner, B., Höke, M., Bappert, E. (1980b): Effect of recovery properties on the discharge pattern of auditory nerve fibres. In: Cochlear and Brainstem Evoked Response Audiometry and Electrical Stimulation of the VIIIth Nerve. Münster. *Scand. Audiol. Suppl.* 11, 25-43.
- 88 Lütkenhöner, B., Bappert, E., Hoke, M. (1980c): The discharge pattern of auditory nerve fibers and its relation to models of the auditory system. Paper presented at the *Tenth International Congress on Acoustics*, Sydney, July 9-16, 1980.
- 89 Lynn, P.A., Sayers, B. McA. (1970): Cochlear innervation, signal processing, and their relation to auditory time-intensity effects. *J. Acoust. Soc. Am.* 47, 525-533.
- 90 Manley, G.A. (1978): Cochlear frequency sharpening - a new synthesis. *Acta Otolaryngol.* 85, 167-176.
- 91 Mastebroek, H.A.K. (1974): Stochastic structure of neural activity in the visual system of the blowfly. Dissertation, Universität Groningen.
- 92 Möller, A.R. (1974): Function of the middle ear. In: *Handbook of sensory physiology* Bd. V/1: Auditory system (W.D. Keidel und W.D. Neff, Hrsg.), pp. 491-518. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- 93 Molnar, C.E., Pfeiffer, R.R. (1968): Interpretation of spontaneous spike discharge patterns of neurons in the cochlear nucleus. *Proc. I.E.E.E.* 56, 993-1004.
- 94 Moore, G.P., Perkel, D.A., Segundo, J.P. (1966): Statistical analysis and functional interpretation of neuronal spike data. *Annual review of physiology* 28, 493-522.
- 95 Moxon, E.C. (1968): Auditory nerve responses to electric stimuli. *M.I.T. Quarterly Progress Report* 90, 270-275.
- 96 Nomoto, M., Suga, N., Katsuki, Y. (1964): Discharge pattern and inhibition of primary auditory nerve fibers in the monkey. *J. Neurophysiol.* 27, 768-787.
- 97 Özdamar, Ö., Dallos, P. (1978): Synchronous responses of the primary auditory fibers to the onset of tone burst and their relation to compound action potentials. *Brain Research* 155, 169-175.
- 98 Oono, Y., Sujaku, Y. (1974): A probabilistic model for discharge patterns of auditory nerve fibers. *Systems-Computers-Controls* 5, 35-44.

- 99 Palmer, A.R., Evans, E.F. (1980): Cochlear fibre rate-intensity functions: No evidence for basilar membrane nonlinearities. *Hearing Research* 2, 319-326.
- 100 Perkel, D.H., Gerstein, G.L., Moore, G.P. (1967): Neuronal spike trains and stochastic point processes. I. The single spike train. *Biophys. J.* 7, 391-418.
- 101 Pfeiffer, R.R. (1970): A model for two-tone inhibition of single cochlear nerve fibers. *J. Acoust. Soc. Am.* 48, 1373-1378.
- 102 Pfeiffer, R.R. (1971): A nonlinear model for single cochlear-nerve fiber activity. In: *Physiology of the auditory system* (M.B. Sachs, Hrsg.), pp. 125-131. National educational consultants, inc., Baltimore.
- 103 Pick, G.F. (1980): Theoretical dependence of cochlear fibre discharge rate versus intensity function on frequency: evidence for basilar membrane nonlinearity. *Hearing Research* 2, 559-564.
- 104 Poggio, G.F., Viernstein, L.J. (1964): Time series analysis of impulse sequences of thalamic somatic sensory neurons. *J. Neurophysiol.* 27, 517-545.
- 105 Rasmussen, A.T. (1943): *Outlines of Neuroanatomy*. W.C. Brown Company, Dubuque, Iowa.
- 106 Rhode, W.S. (1971): Observations of the Vibration of the Basilar Membrane in Squirrel Monkeys using the Mössbauer Technique. *J. Acoust. Soc. Am.* 49, 1218-1231.
- 107 Rhode, W.S. (1978): Some observations on cochlear mechanics. *J. Acoust. Soc. Am.* 64, 158-176.
- 108 Rhode, W.S. (1980): Cochlear partition vibration - recent views. *J. Acoust. Soc. Am.* 67, 1696-1703.
- 109 Robertson, D., Cody, A.R., Bredberg, G., Johnstone, B.M. (1980): Response properties of spiral ganglion neurons in cochleas damaged by direct mechanical trauma. *J. Acoust. Soc. Am.* 67, 1295-1303.
- 110 Robles, L., Rhode, W.S., Geisler, C.D. (1976): Transient response of the basilar membrane measured in squirrel monkeys using the Mössbauer effect. *J. Acoust. Soc. Am.* 59, 926-939.

- 111 Rodieck, R.W., Kiang, N.Y.-S., Gerstein, G.L. (1962): Some quantitative methods for the study of spontaneous activity of single neurons. *Biophys. J.* 2, 351-368.
- 112 Rose, J.E., Brugge, J.F., Anderson, D.J., Hind, J.E. (1967): Phase-locked response to low-frequency tones in single auditory nerve fibers of the squirrel monkey. *J. Neurophysiol.* 30, 769-793.
- 113 Rose, J.E., Brugge, J.F., Anderson, D.J., Hind, J.E. (1968): Patterns of activity in single auditory nerve fibers of the squirrel monkey. In: *Hearing mechanisms in vertebrates* (A.V.S. de Reuck und J. Knight, Hrsg.). Churchill, London.
- 114 Rose, J.E., Brugge, J.F., Anderson, D.J., Hind, J.E. (1969): Some possible neural correlates of combination tones. *J. Neurophysiol.* 32, 402-423.
- 115 Rose, J.E., Hind, J.E., Anderson, D.J., Brugge, J.F. (1971): Some effects of stimulus intensity on response of auditory nerve fibers in the squirrel monkey. *J. Neurophysiol.* 34, 685-699.
- 116 Rose, J.E., Kitzes, L.M., Gibson, M.M., Hind, J.E. (1974): Observations on phase-sensitive neurons of antero-ventral cochlear nucleus of the cat: Nonlinearity of cochlear output. *J. Neurophysiol.* 37, 218-253.
- 117 Rottmann, K. (1960): Mathematische Formelsammlung. 2. Auflage. Bibliographisches Institut AG, Mannheim.
- 118 Ruggero, M.A. (1973): Response to noise of auditory nerve fibers in the squirrel monkey. *J. Neurophysiol.* 36, 569-587.
- 119 Russell, I.J., Sellick, P.M. (1977a): Tuning properties of cochlear hair cells. *Nature* 267, 858-860.
- 120 Russell, I.J., Sellick, P.M. (1977b): The tuning properties of cochlear hair cells. In: *Psychophysics and physiology of hearing* (E.F. Evans und J.P. Wilson, Hrsg.). Academic Press, London.
- 121 Sachs, M.B., Kiang, N.Y.-S. (1968): Two-tone inhibition in auditory-nerve fibers. *J. Acoust. Soc. Am.* 43, 1120-1128.
- 122 Schroeder, M.R., Hall, J.L. (1974): Model for mechanical to neural transduction in the auditory receptor. *J. Acoust. Soc. Am.* 55, 1055-1060.

- 123 Schroeder, M.R. (1975): Models of Hearing. *Proc. I.E.E.E.* 63, 1332-1350.
- 124 Schubert, E.D. (1980): Hearing, its function and dysfunction. Springer Verlag, Wien.
- 125 Sellick, P.M., Russell, I.J. (1978): Intracellular studies of cochlear hair cells: Filling the gap between basilar membrane mechanics and neural excitation. In: *Evoked Electrical activity in the auditory nervous system* (R.F. Naunton und C. Fernandez, Hrsg.). Academic Press, New York, London.
- 126 Sellick, P.M., Russell, I.J. (1980): The responses of inner hair cells to basilar membrane velocity during low frequency auditory stimulation in the guinea pig cochlea. *Hearing Research* 2, 439-445.
- 127 Shaw, E.A.G. (1974): The external ear. In: *Handbook of sensory physiology* Bd. V/1: Auditory system (W.D. Keidel und W.D. Neff, Hrsg.), pp. 455-490. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- 128 Siebert, W.M. (1965): Some implications of the stochastic behaviour of primary auditory neurons. *Kybernetik* 2, 206-215.
- 129 Siebert, W.M. (1970): Frequency discrimination in the auditory system: Place or periodicity mechanisms? *Proc. I.E.E.E.* 58, 723-730.
- 130 Smith, R.L., Zwislocki, J.J. (1975): Short-term adaptation and incremental responses of single auditory-nerve fibers. *Biol. Cybernetics* 17, 169-182.
- 131 Smith, R.L. (1977): Short-term adaptation in single auditory nerve fibers: some poststimulatory effects. *J. Acoust. Soc. Am.* 40, 1098-1112.
- 132 Smith, R.L. (1979): Adaptation, saturation, and physiological masking in single auditory-nerve fibers. *J. Acoust. Soc. Am.* 65, 166-178.
- 133 Smith, R.L., Brachman, M.L. (1980): Operating range and maximum response of single auditory nerve fibers. *Brain Research* 184, 499-505.
- 134 Spöndlin, H. (1978): The afferent innervation of the cochlea. In: *Evoked electrical activity in the auditory nervous system* (R.F. Naunton und C. Fernandez, Hrsg.). Academic Press, New York.

- 135 Stein, R.B. (1970): The role of spike trains in transmitting and distorting sensory signals. In: *The Neurosciences*, second study program (F.O. Schmitt, Hrsg.), 597-604. The Rockefeller University Press, New York.
- 136 Stein, R.B. (1972): The stochastic properties of spike trains recorded from nerve cells. In: *Point Processes: Statistical analysis, theory and applications* (P.A.W. Lewis, Hrsg.), Wiley Interscience, New York.
- 137 Stoer, J. (1972): Einführung in die numerische Mathematik I. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- 138 Strube, H.W. (1980): Eine Verbesserung des Haarzellenmodells von Schroeder und Hall. *DAGA* 80, 607-610. VDE-Verlag.
- 139 Tanaka, Y., Asanuma, A., Yanagisawa, K. (1980): Potentials of outer hair cells and their membrane properties in cationic environments. *Hearing Research* 2, 431-438.
- 140 Teich, M.C., Diament, P. (1980): Relative refractoriness in visual information processing. *Biol. Cybernetics* 38, 187-191.
- 141 Tonndorf, J. (1976): Bone Conduction. In: *Handbook of sensory physiology* Bd. V/3: Auditory system (W.D. Keidel und W.D. Neff, Hrsg.), pp. 37-84. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- 142 Van der Pol, B. (1926): On "relaxation-oscillations". *Phil. Mag.* 2, 978-992.
- 143 Varjú, D. (1977): Systemtheorie für Biologen und Mediziner. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- 144 Viergever, A.M. (1980): Mechanics of the inner ear. Delft university Press.
- 145 Weis, T.F. (1964): A model for firing patterns of auditory nerve fibers. *M.I.T. Research Laboratory of Electronics, Technical Report* 418.
- 146 Weis, T.F. (1966): A model of the peripheral auditory system. *Kybernetik* 3, 153-175.
- 147 Wersäll, J., Flock, Å., Lundquist, P.G. (1965): Structural basis for directional sensitivity in cochlear and vestibular sensory receptors. *Cold Spring Harbor-Symposia on Quantitative Biology* 30, 115-132.

- 148 Willis, D.M. (1964): The statistics of a particular non-homogeneous poisson-process. *Biometrika* 51, 399-404 [zitiert nach H. Duifhuis, 1972].
- 149 Yates, G.K., Robertson, D. (1980): Very rapid adaptation in auditory ganglion cells. In: *Psychophysical, physiological and behavioural studies in Hearing* (G. van den Brink und F.A. Bilsen, Hrsg.). Delft University Press.
- 150 Zwicker, E. (1979): A model describing nonlinearities in hearing by active processes with saturation at 40 dB. *Biol. Cybernetics* 35, 243-250.
- 151 Zwislocki, J.J. (1974): A possible neuro-mechanical sound analysis in the cochlea. *Acustica* 31, 354-359.
- 152 Zwislocki, J.J. (1975a): Phase opposition between inner and outer hair cells and auditory sound analysis. *Audiology* 14, 443-455.
- 153 Zwislocki, J.J. (1975b): The role of the external and middle ear in sound transmission. In: *The Nervous System* Bd. 3: Human Communication and its disorders (E.L. Eagles, Hrsg.), pp. 57-68. Raven Press, New York.
- 154 Zwislocki, J.J. (1977): Further indirect evidence for interaction between cochlear inner and outer hair cells. In: *Psychophysics and physiology of hearing* (E.F. Evans und J.P. Wilson, Hrsg.). Academic Press, London.

AUTORENVERZEICHNIS

Abramowitz, M.	158,174	Feuerstein, E.	67
Ades, H.W.	5	Fitzhugh, R.	71f,147
Alaoglu, L.	84	Flock, Å.	5
Allen, J.B.	63	Furukawa, T.	18f
Anderson, S.D.	63		
Aris, R.	56	Gaumond, R.P.	98
Arthur, R.M.	56	Geisler, C.D.	32,69,71
		Gerstein, G.L.	29,87,95ff
Békésy, G. von	6f	Gestri, G.	74,93,146,148
Benett, W.R.	67	Goldberg, J.M.	27
Biondi, E.	56f	Goldstein, J.L.	56
Blachman, N.M.	66	Grandori, F.	56f
Blauert, J.	62	Gray, P.R.	25,27,40,49,52ff, 98ff,135,137,148ff
Bonnhoeffer, K.F.	71		
Brachman, M.L.	44f	Hall, J.L.	63,67ff,101,103
Brugge, J.F.	35	Harris, D.M.	17,40,42f
Buunen, T.J.F.	56	Harrison, J.M.	15
		Hind, J.E.	34,56
Cox, D.R.	20f,75,85,95, 121,123	Hodgkin, A.L.	71
		Hoke, M.	72ff
Dallos, P.	17,40,42f,46, 62f	Holden, A.V.	70,95
Davis, H.	12,18	Howe, M.E.	15
de Boer, E.	63ff,151f	Huxley, A.E.	71
de Jongh, H.R.	64f,151f		
Duifhuis, H.	66,71,101,117	Ishii, Y.	18f
		Iurato, S.	15
Eldregde, D.H.	5	Johnstone, B.M.	8
Engström, B.	12		
Engström, H.	5,12	Keidel, W.D.	38
Evans, E.F.	21.66,149	Kemp, D.T.	63
		Kiang, N.Y.-S.	21f,26,28,39,41, 43f,47ff,56,72, 87,89,92,105,148,150
		Kim, D.O.	9,56,63f,66,98
		Kohlöffel, L.U.E.	100
		Kuyper, P.	65

Le Page, E.L.	8	Sachs, M.B.	56
Lewis, P.A.W.	21	Sayers, B. McA	17
Lim, D.J.	12	Schroeder, M.R.	67ff,101,103
Lütkenhöner, B.	27,67,69,72ff, 98,101,133,135f, 138ff	Schubert, E.D.	57
Lynn, P.A.	17	Sellick, P.M.	12,14f,17,33,68
		Shaw, E.A.G.	62
Mandelbrot, B.	87,95ff	Siebert, W.M.	74,88ff,90,147
Manley, G.A.	17	Smith, N.M.	84
Mastebroek, H.A.K.	93f	Smith, R.L.	44f,56,68f
Miller, H.D.	20,95	Spoendlin, H.	16
Møller, A.R.	4,62	Stegun, I.A.	158,174
Molnar, C.E.	66,90ff,98	Stein, R.B.	18
Moore, G.P.	21,27f,81	Stoer, J.	161f
Moxon, E.C.	20	Strube, H.W.	69
		Sujaku, Y.	101,102f,116,119,164
Nomoto, M.	56	Tanaka, Y.	12
		Teich, M.C.	101
Özdamar, Ö.	46	Tonndorf, J.	17,58
Oono, Y.	101,102f,116,119, 164	van der Pol, B.	71
		van de Vorst, J.J.W.	66
Palmer, A.R.	149	Varjú, D.	68
Perkel, D.H.	21	Viergever, A.M.	63
Petracchi, D.	146	Viernstein	27
Pfeiffer, R.R.	66,90ff	Weiss, T.F.	68,70f
Pick, G.F.	66	Wersäll, J.	13
Poggio, G.F.	27	Willis, D.M.	117
		Wilson, J.P.	66
Rasmussen, A.T.	11		
Rhode, W.S.	5,8f,33,56		
Robertson, D.	17,46	Yates, G.K.	46
Robles, L.	8		
Rodieck, R.W.	29,87	Zwicker, E.	17
Rose, J.E.	31f,34ff,100	Zwislocki, J.J.	17,56,62,68f
Rottmann, K.	122		
Ruggero, M.A.	100		
Russell, I.J.	12,14f,17,33,68		

SACHVERZEICHNIS

Abstimmkurve

- Basilarmembran 8,31ff,66
- Haarzelle 33
- Hörnervenfaser 31ff,66

Adaptation 43,137,152

Aktionspotential 18,71ff

Altersabhängige Ausfallrate 77,98

Außenohr 5,58,62

Basilarmembran 6ff,58,63ff,66

bedingtes Histogramm 52

bedingte Wahrscheinlichkeit (-sdichte) 50ff

Bestfrequenz = charakteristische Frequenz

black box 57,151

BPNL-Modell 66

Burst 37ff,120,135ff,141,150

BVP-Modell 71

CF = charakteristische Frequenz

charakteristische Frequenz 8,30f,47

Click 1,47ff,137ff,150

Cortisches Organ 10,15

Dauerton 30ff,140ff,149

Deltafunktion 122

Dichtefunktion = Wahrscheinlichkeitsdichtefunktion

Diffusionsprozeß 15

Entladung 20,70,78

EPSP 18

Erholungsfunktion 99,149

- Konzept der E. 74,98f,112f,125,146ff

Erholungsmodell 112,133,135

Erlangsche Verteilung 85,126

Erneuerung: siehe Entladung

Erneuerungsdichte 80,120

Erneuerungsprozeß 75ff

- modifizierter 79,120ff,171ff

- normaler 79,81ff,146,154ff

- stationärer 123

Erneuerungstheorie 74,75ff

Faltungsintegral 79,175

Filter: siehe lineares Filter

Funktion der bedingten Wahrscheinlichkeitsdichten 112

Gammafunktion, unvollständige 158,174

Ganglion spirale 16

Gehörorgan 5f

Generatorpotential 17,18,58,68

Geräuschburst: siehe Burst

Gleichrichtung 35,49,64,67

Haarzellen 10ff,15ff,58

Hirnstammpotential 1

Hörnerv 1

Hörnervfasern 17,18ff,21ff,58

Hörtheorien 57

Impulsantwort 8
initiale Entladungsrate 125
Innenohr 5,58
Innere Entladungswahrscheinlichkeit, Konzept der 139,150
Intervallhistogramm (= Näherung für die Wahrscheinlichkeits-
dichtefunktion) 24,34,51,74,75,78,100
isointensity contours 30
isorate contours 32

Kemp-Echo 63f
Kombinationstöne 56
Konvolutionsintegral: siehe Faltungsintegral
Korrelationsintegral 121,175
Kurzzeitadaptation: siehe Adaptation

Langzeitadaptation: siehe Adaptation
lineares Filter 63,151

Markoffkette 134
Markoffkettenmodell 74,133ff,145
Matrix der bedingten Wahrscheinlichkeitsdichten 51,112,133
Mittelohr 5,58,62
mittlere Entladungsrate 21,78,111
mittleres Entladungsintervall 78,155f
Modalwert (der Dichtefunktion) 24,26,89,92,111,147,149,162
Modelle 56
Monte-Carlo-Simulation 101,113

Nichtlinearität 8,62,63ff,66ff,151f

Oszillationsphänomen 46,126,129,148,151

ovales Fenster 5

P1-Histogramm 53,55

PDT-Histogramm (Näherung für die altersabhängige
Ausfallrate) 27,52,78

Periodenhistogramm (Näherung für Entladungsrate
als Funktion der Zeit) 3

Poissonprozeß 75,123

Poissonprozeß mit Totzeit

- modifizierter 125ff,173ff
- normaler 84ff,146
- zeitabhängiger 115ff,141,163ff

PST-Histogramm (Sonderfall eines
Periodenhistogramms) 38,74,120,134,135,137

Punkt ereignis (siehe auch stochastischer
Punktprozeß) 20,70,78

Random Walk 95

Refraktäreigenschaften 67

Refraktärzeit

- absolute 20,24,46,81,100ff,119,141
- relative 20,103

reverse correlation 65,151f

Rezeptorpotential 12ff,17,33,58,61,66,68f

RP-Dichte 53,60f,74,99,113,135,151

RP-Histogramm (Näherung für die RP-Dichte)
53,135,137

Rückwärtsrekurrenzzzeit 121,123

Sättigung 30,44,67,152
Schnecken gang 10
Schwellenfunktion 101
second filter = zweites Filter
Skalierungseigenschaft, Konzept der 74,88f,90,146ff
Spontanaktivität 18,21ff,49,148
Sprungfunktion 120
stochastischer Encoder 3,61,64,70ff
stochastischer Punktprozeß 20,75
Summenaktionspotential 1
Synapse 17,67,68,72
Synchronisation 36,39,47,72

Tectorialmembran 12
Tonburst: siehe Burst
Totzeit: siehe Refraktärzeit, absolute
Transmitter 17,68
Trommelfell 5
Tuningkurve = Abstimmkurve

Überlebensfunktion 72

Verbundintervallhistogramm 29
Verteilungsfunktion 76
Vorwärtsrekurrenzzeit 121,123

Wahrscheinlichkeitsdichtefunktion 22,76

Zweitentladung 55,137,139,140,150
zweites Filter 66
Zweitonhemmung 56

LEBENS LAUF

Ich wurde am 18.04.1952 als Sohn des Verwaltungsangestellten Erwin Lütkenhöner und der Postangestellten Agnes Lütkenhöner, geb. Höinghaus, in Sundern (bei Herford) geboren. Von 1958 bis 1962 besuchte ich die Volksschule Schweicheln-Bermbeck und von 1962 bis 1970 das altsprachliche Friedrichs-Gymnasium in Herford, wo ich das Abitur ablegte. Im Sommersemester 1971 begann ich an der Westfälischen Wilhelms-Universität in Münster mit dem Studium der Medizin und im Sommersemester 1973 mit dem Studium der Physik. Im Oktober 1973 legte ich die Ärztliche Vorprüfung, im April 1975 die Diplomphysikervorprüfung und im Dezember 1976 die Ärztliche Prüfung ab. Im Anschluß daran war ich als Medizinalassistent in der HNO-Klinik der Universität Münster und dem Kreis-krankenhaus Herford tätig. Seit Juni 1978 arbeite ich als wissenschaftlicher Angestellter bei Prof. Hoke im Teilprojekt "Objektive Audiometrie" des Sonderforschungsbereichs 88 "Teratologische Forschung und Rehabilitation von Mehrfachbehinderten". Mein vor der Ärztlichen Prüfung unterbrochenes Physikstudium habe ich inzwischen wieder aufgenommen; gegenwärtig bereite ich mich auf die Diplomhauptprüfung vor.

